

Etologuía

Boletín de la Sociedad Española
de Etología y Ecología Evolutiva
2020



26

Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva

La **Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva (SEEEE)** es una entidad de carácter no lucrativo fundada en 1984 para favorecer una estrecha colaboración entre los etólogos y ecólogos evolutivos, promoviendo y coordinando el estudio del comportamiento animal desde un punto de vista evolutivo, así como promocionando la difusión de los conocimientos etológicos y de ecología evolutiva a través de publicaciones y docencia en los diversos planes de estudios.

Sede: Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MCNB)
Parc de la Ciutadella, Psg. Picasso s/n., 08003 Barcelona
seeecretaria@gmail.com

Junta directiva

Presidente: Pilar López, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid
Vicepresidente (Presidente entrante): Juan Carlos Senar, Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Barcelona
Presidente saliente: Adolfo Cordero, Escola de Enxerriària Forestal, Univ. de Vigo, Pontevedra
Secretario: Jordi Figuerola, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla
Tesorera: Paola Laiolo, Unidad de Biodiversidad (CSIC, UO, PA), Univ. de Oviedo, Mieres

Vocalías

Redes sociales: Josué Martínez de la Puente, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla
Publicaciones: Juan José Soler, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería
Página web: Jose M. Hernández, Facultad de CC. Biológicas, Universidad Complutense de Madrid

Etología

Etología es el boletín de información, contacto y divulgación científica de la Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva. En él tienen cabida todas las contribuciones acerca de temas y actividades relativas al comportamiento y la ecología evolutiva, de interés para los socios e interesados en la etología y la ecología evolutiva en general.

Comité Editorial

Editor jefe: Juan José Soler, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería
Editor asociado: Juan Carlos Senar, Museu de Ciències Naturals de Barcelona, Barcelona
Editor Etoimágenes: Josué Martínez de la Puente, Estación Biológica de Doñana, CSIC, Sevilla
Editor Tesis en Etología y Ecología Evolutiva: Francisco Valera, Estación Experimental de Zonas Áridas, CSIC, Almería

Etología, nº 26 2020

Maquetación: Montse Ferrer

Diseño portada: Eva Porcuna

Foto portada: zorro (*Vulpes vulpes*) buscando alimento en una tormenta de nieve tardía del mes de abril de 2019 en el Pirineo del Pallars Jussà (Lleida). Autor: Antoni Borràs

Edita: Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva
© Sociedad Española de Etología y Ecología Evolutiva y los autores
ISSN: 1135-6588
Depósito legal: BA-415-1997
Fotomecánica e impresión: CEVAGRAF SCCL

Con el patrocinio de:



ÍNDICE

ETOIMAGEN

- 5 **Kill leaf**
 Daniel Zumel
- 7 **A frog's life**
 Javier Blasco Aróstegui

BUSCANDO RESPUESTAS, HISTORIAS DE LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN ACTUALES

- 9 **Estrategias vitales en animales: efectos sociales, senescencia y desarrollo**
 Alberto Velando

METODOLOGÍAS

- 23 **El metaanálisis: una herramienta estadística conciliadora**
 Amparo Herrera–Dueñas y Javier Pineda–Pampliega

VOLVIENDO A LOS CLÁSICOS

- 47 **Selección sexual después del apareamiento (y de la fecundación): recordando la hipótesis de la inversión diferencial**
 José Javier Cuervo

TESIS EN ETOLOGÍA Y ECOLOGÍA EVOLUTIVA

- 61 **Anthropic perturbations, functional structure, and dung beetle ecosystem services (Coleoptera: Scarabaeidae)**
 Jorge Ari Noriega Alvarado
- 65 **Breeding cliff–nesting birds at mining sites: management recommendations**
 Zoë Rohrer Rodríguez
- 69 **Ecology and conservation of the Cuban rock iguana (*Cyclura nubila nubila*)**
 Amnerys González Rossell
- 71 **Linking individual behaviour and life history: bioenergetic mechanisms, eco–evolutionary outcomes and management implications**
 Andrea Campos–Candela

-
- 73 **Causes and consequences of brain size evolution:
A global analysis on birds**
Ferrán Sayol Altarriba
- 75 **From behavioral ecology to demography: lessons for the little bustard
(*Tetrax tetrax*) conservation**
Francesc Cuscó Martínez
- 79 **Evolutionary patterns and processes of migratory behaviour
in Palearctic–Paleotropical birds**
Raquel Pontí de la Iglesia
- 81 **Global patterns in wolf ecology: implications for management**
Víctor Sazatornil Luna
- 83 **Behavioral and physiological responses to brood parasitism
and nest predation in two passerine species**
Gianluca Roncalli
- 87 **Ecosystem responses to the Argentine ant invasion:
Effects on vertebrates**
Paloma Álvarez–Blanco
- 89 **Biological interactions between fish and jellyfish in the
northwestern Mediterranean**
Uxue Tilves Matheu
- 93 **Importance of invasive species and ectoparasites
in Corixidae communities in south–west Spain**
Vanessa Céspedes Castejón
- 97 **Ecology of rodent outbreaks and zoonotic diseases:
common voles in the farmland of north–west Spain**
Ruth Rodríguez–Pastor

Editor: Josue Martínez de la Puente

Estación Biológica de Doñana (EBD-CSIC), c/Américo Vespucio s/n, Sevilla E-41092, España

Kill leaf

Autor: Daniel Zumel, danizumel@gmail.com, telf: 653 27 61 48

Especie: *Chromacris psittacus* (ninfas)

Localización: Mindo (Ecuador)

En las regiones templadas, los ortópteros se alimentan frecuentemente de forma aislada e individual, con algunas excepciones como las plagas de langostas. Sin embargo, en países tropicales como Perú y Ecuador, se pueden observar ocasionalmente comportamientos gregarios en los que los saltamontes se alimentan en grupo en una misma hoja. En esta imagen, tomada en enero de 2020 cerca de la localidad de Mindo (Ecuador), se puede apreciar cómo decenas de ninfas se reúnen en una misma superficie foliar para devorarla rápidamente.



A frog's life

Autor: Javier Blasco Aróstegui, javierblasco77@gmail.com, telf: 663 497 730

Especie: *Smilisca phaeota*

Localización: bosque en los alrededores de Puerto Viejo (Costa Rica)

En los alrededores de Puerto Viejo (Costa Rica) existen zonas de bosque altamente conservadas. Los cantos de anfibios llenan las noches caribeñas de numerosas y variadas melodías. Desde uno de los múltiples caminos que pueden seguirse al ocaso, esta rana (*Smilisca phaeota*) aprovechaba las primeras horas de oscuridad de un día bastante lluvioso. Mantener la piel bien hidratada es de vital importancia para las ranas arborícolas, en especial, en ecosistemas con climas tan cambiantes como los presentes en Costa Rica.



BUSCANDO RESPUESTAS

Estrategias vitales en animales: efectos sociales, senescencia y desarrollo

Alberto Velando

GEA, Grupo de Ecología Animal, Torre CACTI. Universidade de Vigo, Campus As Lagoas, 36310 Vigo

E-mail: avelando@uvigo.es

Resumen

En las especies con múltiples reproducciones, la inversión en reproducción a menudo disminuye el mantenimiento somático y la supervivencia, generando así un compromiso entre la reproducción actual y las oportunidades para reproducirse en el futuro. En esta pequeña reseña de nuestros estudios mostramos cómo este compromiso modula los conflictos de familia y las estrategias de inversión parental a lo largo de la vida, y puede ser determinado por las presiones de selección durante el desarrollo. Estudiamos cómo las señales sociales, incluidas las sexuales, afectan a las decisiones de inversión parental y pueden ser usadas por todos los miembros de la familia para ajustar su comportamiento, lo que provoca una coevolución social compleja. Nuestros estudios de seguimiento a largo plazo señalan que las estrategias de inversión cambian a lo largo de la vida y están afectadas por el valor de la presente reproducción y por las expectativas futuras. Diversos estudios indican que las trayectorias vitales pueden depender de las presiones selectivas a edades muy tempranas sobre un conjunto de rasgos, y el ambiente social puede ser determinante en su desarrollo. En las últimas décadas, el estudio de los rasgos de comportamiento ha ido cambiando; de examinar cada rasgo de forma independiente a estudiar las relaciones complejas entre rasgos o la coevolución con los rasgos de otros individuos en el entorno social. Quedan muchas preguntas por abordar y para resolverlas se necesitan nuevos estudios y modelos teóricos que recojan la complejidad de factores que afectan a los rasgos de comportamiento.

Palabras clave: compromisos, coloración, envejecimiento, inversión terminal, plasticidad en el desarrollo

En las especies con cuidado biparental, la reproducción requiere un alto grado de coordinación dentro de la pareja para suministrar cuidados a los descendientes. La función (i.e. el valor adaptativo) de los comportamientos involucrados en las relaciones familiares inicialmente se examinó bajo la hipótesis de que habían evolucionado para facilitar la concordia en el cuidado de los descendientes. Así, por ejemplo, se postuló que los

rituales que las aves monógamas realizan una vez emparejadas sirven para lograr esta coordinación (Huxley, 1914; Eibl-Eibesfeldt, 1975). La coordinación entre padres e hijos también es necesaria a la hora de alimentarlos y, por ejemplo, los pollos de gaviota picotean de forma innata la mancha roja del pico de sus padres, lo que provoca que los padres regurgiten alimento, facilitando así la alimentación en los pollos recién

nacidos (Tinbergen y Perdeck, 1950). Esta visión armoniosa cambió radicalmente al incorporar la teoría evolutiva en el estudio del comportamiento.

La selección favorece aquellos rasgos que incrementan el número de descendientes viables a lo largo de la vida de un organismo (Fisher, 1930). En este contexto, la inversión en reproducción conlleva beneficios, pero también costes en términos de reproducción futura (Williams, 1966). Este compromiso entre la inversión en la presente y la futura reproducción es el que genera conflictos evolutivos en la familia. Por ejemplo, en especies con cuidado biparental, los padres comparten el beneficio de la inversión mutua, pero sólo pagan el coste por su propia inversión; los rasgos que persuadan a la pareja para que haga un mayor esfuerzo podrían ser seleccionados (Trivers, 1972). Al no compartir todos los genes, los padres y los hijos también están en conflicto por la cantidad de recursos asignados a la presente reproducción y los que destinan para sus futuros hermanos (conflicto paterno-filial; Trivers, 1974). En general, la selección favorece la combinación de rasgos con más eficacia biológica, teniendo en cuenta todas las etapas de la vida (Wolf *et al.*, 2007), pero estos rasgos coevolucionan con aquellos expresados en los individuos del entorno social (West-Eberhard, 1983; Moore y Pizzari, 2005).

En este artículo he resumido algunas de nuestras líneas de investigación en tres temas interconectados, (1) el efecto de las señales en las estrategias de inversión, (2) los cambios en las estrategias con la edad, y (3) la relación entre el desarrollo temprano y las estrategias de inversión. He abordado estos temas desde el punto de vista de la función de los rasgos y sus compromisos de estrategia vital. Las aves marinas han

sido nuestro principal modelo de estudio, lo que indudablemente ha marcado nuestras preguntas. Las aves marinas son especies de larga vida muy adaptadas al medio marino, pero muy patosas y vulnerables en tierra firme. Cada año acuden a las colonias de cría para reproducirse, pero intentan hacerlo lo más rápidamente posible. Durante el cortejo parece que no tienen tiempo que perder y durante la cría, los viajes de ambos padres son continuos para traer ingentes cantidades de comida al día y sostener el rápido crecimiento de los pollos. Sin embargo, a pesar de todo ese trabajo, muy pocos consiguen producir un descendiente viable en cada estación. Por ejemplo, en el cormorán moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*), tan sólo un 15% de las parejas producen algún descendiente con posibilidades de reproducirse en el futuro. Con ese bajo valor reproductivo anual, ¿cómo se mantiene la población?, la clave es que son aves longevas y basan su estrategia en reproducirse muchos años. Cuando las condiciones ambientales son adversas, y hay pocas probabilidades de éxito, abandonan la reproducción y de esta forma aumentan la probabilidad de supervivencia y su esperanza de vida. Esto sucede porque saltarse un evento reproductor tiene muy poco impacto en su eficacia biológica, pero en cambio una disminución en la supervivencia supone la pérdida de la reproducción de todos y cada uno de los años futuros. Así, para entender el comportamiento de las aves marinas hay que poner el foco en los compromisos de estrategia vital.

Estudios de campo: un entorno de colaboración

El origen de las preguntas que he abordado está marcado por mi interés en



Figura 1. Algunas especies en las que hemos estudiado distintos aspectos de las estrategias de inversión: **(a)** Una pareja de piquero de patas azules; en esta especie los machos (izquierda) presentan unas membranas interdigitales que exhiben a las hembras, con las que estimulan su inversión reproductiva (Velando *et al.*, 2006a); **(b)** Una familia de gaviota patiamarilla; los adultos de esta especie presentan una mancha en la base del pico que sirve como diana para los picoteos de los pollos, rasgos sujetos a coevolución (Velando *et al.*, 2013). Un macho del pez espinoso expresando la coloración nupcial sobre un nido; la inversión en estos ornamentos conlleva un compromiso con la viabilidad de los descendientes (Kim y Velando, 2016a).

entender la biología y el comportamiento de los animales que estudio, pero también por las preguntas e inquietudes de los investigadores con los que he tenido el placer de colaborar. Estudiar las aves marinas conlleva largas estancias en las colonias de cría, frecuentemente en sitios aislados y de difícil acceso. En estas estancias es fácil observar el comportamiento de estos organismos, empaparse de su historia natural y discutir sobre todo ello con otros investigadores. Este entorno es un buen caldo de cultivo para nuevas ideas y experimentos.

Después de mi tesis doctoral, empecé a estudiar los ornamentos en aves marinas, a caballo entre Perú y los Países Bajos, pero no fue hasta mi colaboración con Roxana Torres, del Instituto de

Ecología en la Universidad Autónoma de México, cuando comencé a estudiarlos desde la perspectiva de los compromisos de estrategia vital. En la Isla Isabel (México), acampamos en las inmediaciones de la colonia de reproducción del piquero de patas azules (*Sula nebouxii*), cuyas parejas montan una gran algarrabía con sus exhibiciones de cortejo (**Figura 1**). La observación del cortejo fue la clave para realizar los primeros estudios sobre el color de las patas. Este fue uno de los principales temas de investigación durante muchos años, al que se nos fueron uniendo varios colaboradores, como Rene Beamonte y Judith Morales, con los que compartimos inquietudes y muchas horas de campo. Paralelamente a estos estudios, nos juntamos un grupo

de investigadores para examinar distintos aspectos de los conflictos familiares en la gaviota patiamarilla (*Larus michaelli*), principalmente en la Isla de Sálvora en la costa gallega; Cristóbal Pérez estudió la relación de la mancha roja con la condición de los adultos, Judith Morales los efectos de la mancha roja sobre la conducta de padres e hijos (**Figura 1**), y José Carlos Noguera los efectos del entorno social en el desarrollo los pollos. Se nos unió Sin-Yeon Kim para estudiar los compromisos de estrategia vital con herramientas de genética cuantitativa; pronto se dio cuenta que, debido a su longevidad y a sus puestas poco numerosas, las gaviotas no eran el modelo más adecuado para ello. Así, Yeon nos arrastró a estudiar otro organismo, el pez espinoso (*Gasterosteus aculeatus*), que, a pesar de su baja esperanza de vida, se reproduce múltiples veces y tiene compromisos similares a los de las aves marinas (**Figura 1**).

Inversión parental, señales y conflictos familiares

En el piquero de patas azules, los machos danzan alrededor de su pareja exhibiendo el color de sus patas después de emparejarse. En esta especie, nuestros estudios indican que el color resulta del efecto combinado de la estructura de la membrana, que da una coloración azul oscura, y la presencia de pigmentos carotenoides amarillos, que combinado da una coloración azul turquesa (**Figura 2**; Torres y Velando, 2010). Las exhibiciones mostrando las patas coloreadas son muy comunes, y su frecuencia aumenta hasta que se completa la puesta. Pero, ¿por qué se siguen exhibiendo una vez emparejados? Los resultados de un estudio previo nos sugerían que las hembras eran capaces de

evaluar y ajustar el tamaño de la puesta según la inversión futura de su pareja (Velando y Alonso-Alvarez, 2003). Así, nuestra hipótesis era que una vez emparejados, ambos miembros podrían modificar sus decisiones reproductivas de acuerdo con la calidad o motivación (i.e. inversión) de su pareja.

Cuando empezábamos a estudiar el color de las patas nos percatamos que las patas de los machos podían cambiar rápidamente. En una serie de experimentos encontramos que la coloración de las patas es muy dinámica y refleja distintos aspectos de la condición del macho y su inversión durante la cría (Velando *et al.*, 2005; Velando *et al.*, 2006a). La selección podría favorecer que las hembras ajustaran su inversión dependiendo del valor reproductivo de la nidada, y la coloración de las patas podría informar de ello (**Figura 2**). Para estudiar esta idea modificamos el color de las patas de los machos de azul turquesa a azul oscuro (simulando baja condición) después de que las hembras hubiesen puesto el primer huevo; cuando las hembras percibieron una disminución en la condición de su pareja (con patas oscuras) disminuyeron también el volumen del segundo huevo (Velando *et al.*, 2006a). Estos resultados fueron confirmados por otra serie de experimentos en los que las que observamos que las hembras ajustan rápidamente sus decisiones reproductivas en función de la coloración de su pareja (Dentressangle *et al.*, 2008; Torres y Velando, 2010, Velando *et al.*, 2014). En global, los resultados de estos estudios indican que, en esta especie, la coloración de las patas después del emparejamiento está bajo selección debido a los efectos que produce en la inversión de la pareja.

La gaviota patiamarilla es una especie muy interesante para explorar

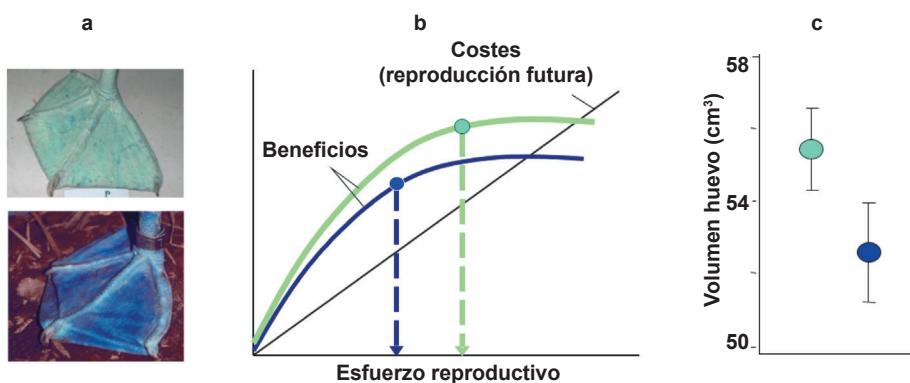


Figura 2. Efectos de la variación del color en las decisiones de inversión de las hembras del piquero de patas azules: **(a)** Variación de la coloración de las patas de los machos, de azul oscuro a turquesa brillante; el color azul turquesa está relacionado con el contenido de pigmentos carotenoides e indica una buena condición de los machos; **(b)** Para una hembra los beneficios de la reproducción (el valor reproductivo de la nidada) se reduce cuando su pareja tiene una baja condición, así es esperable que reduzca su inversión cuando la condición de la pareja disminuya; **(c)** Las hembras reducen su inversión (tamaño del huevo) cuando las patas de su pareja cambian a azul oscuro (Velandó *et al.* 2006a).

las interacciones y conflictos entre los miembros de la familia. Cuando los padres llegan al territorio con comida, los pollos les solicitan alimento desde la distancia mediante vocalizaciones (chatter calls), o se acercan y picotean la mancha roja que tienen sus padres en el pico. Los dos tipos de peticiones indican la condición nutricional de los pollos, pero parece que han evolucionado por diferentes vías y tienen un papel diferente en la relación paterno-filial (Noguera *et al.*, 2010; Kim *et al.*, 2011a; Velandó *et al.*, 2013). El tamaño de la mancha roja en el pico varía dependiendo del acúmulo de pigmentos en el tegumento y refleja la condición y la salud del individuo (Blount *et al.*, 2002; Pérez *et al.*, 2008; Pérez *et al.*, 2010a; Pérez *et al.*, 2010b).

Similar a los experimentos clásicos que realizó el premio Nobel Niko Tin-

bergen, les mostramos a pollitos recién nacidos una reproducción de una cabeza de un adulto, pero en nuestros experimentos modificamos el tamaño de la mancha roja del pico dentro del rango natural (**Figura 3**). Como suponíamos, los pollos picotearon más a manchas más grandes. Los padres también cebaban más a aquellos que más picotean, sugiriendo una coadaptación entre la conducta de picoteo de los pollos y el cuidado parental de los adultos (Noguera *et al.*, 2013; Velandó *et al.*, 2013). En otro experimento manipulamos el tamaño de la mancha de adultos durante la reproducción y esto afectó a la inversión de la pareja (Morales *et al.*, 2009). Los individuos emparejados con aquellos a los que se le aumentó la mancha proporcionaron el doble de alimento a los pollos y lo hicieron sin tener en cuenta las peticiones de los po-

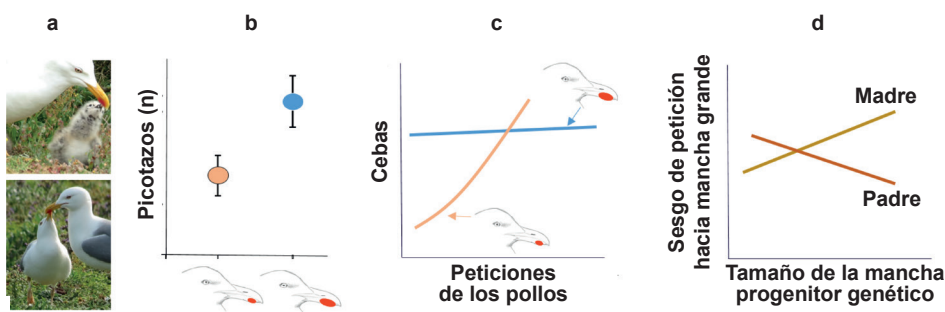


Figura 3. Efectos de la mancha roja del pico en las relaciones familiares y estrategias de inversión de la gaviota patiamarilla: **(a)** Los pollos al nacer picotean a la mancha de los adultos para recibir comida, pero las hembras también picotean la mancha de los machos durante el cortejo (Velando, 2004); **(b)** Los pollos picotean más a adultos con manchas grandes (Velando *et al.*, 2013), que son aquellos que tienen mejor condición; **(c)** Los adultos alimentan más a sus pollos cuando su pareja tiene una mancha de gran tamaño, y no se fijan en la petición de los pollos; en cambio aquellos cuya pareja tienen una mancha reducida son reticentes a alimentar a los pollos, y las cebas dependen de su petición (Morales *et al.*, 2009); **(d)** En un experimento de entrecruzamiento encontramos que los pollos que preferentemente solicitan a adultos con manchas grandes son aquellos que tienen madres genéticas con manchas grandes, pero padres genéticos con manchas pequeñas, sugiriendo una coevolución compleja de estos rasgos (Velando *et al.*, 2013).

llos (**Figura 3**); en cambio, a los que se les redujo, sus parejas fueron reacias a dar alimento a los pollos si estos la solicitaban con baja intensidad (Morales *et al.*, 2009). Estos resultados indican que la mancha influye simultáneamente en varios conflictos familiares (paterno-filial y sexual).

Para estudiar la coevolución de la mancha de los adultos y la petición de los pollos realizamos un experimento de entrecruzamiento entre puestas en el que estudiamos el tamaño de la mancha de los padres (genético y adoptivo) y las respuestas de los pollos a manchas grandes y pequeñas. Encontramos una correlación entre el tamaño de la mancha de sus progenitores genéticos y la preferencia a vocalizar a manchas grandes, pero de distinto signo en machos (coevolución

antagonista) y hembras (coadaptación), sugiriendo que estos caracteres están sujetos a una coevolución compleja en la familia (**Figura 3**). En esta especie varios estudios sugieren que las hembras podrían manipular a los machos para obtener mayor cuidado parental. La testosterona que las madres depositan en los huevos aumenta un componente de la petición de los pollos al que responden los padres, pero ignoran las madres (Noguera *et al.*, 2013). Durante el cortejo, las hembras imitan el comportamiento de solicitud de los pollos picoteando la mancha de sus parejas para conseguir más cebas (Velando, 2004). Aunque se necesitan más estudios para desentrañar estas relaciones, en conjunto, los resultados de nuestros estudios sugieren que distintos conflictos familiares están afectando a la

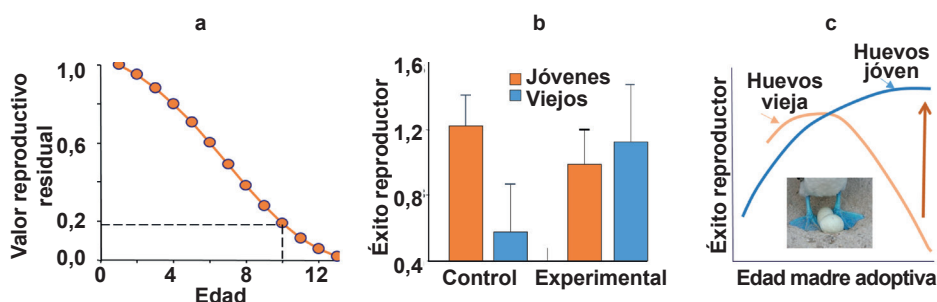


Figura 4. Senescencia y estrategias de inversión con la edad en el piquero de patas azules: **(a)** En esta especie el valor reproductivo residual (contribución de la reproducción futura a la eficacia) desciende abruptamente con la edad; **(b)** Cuando los machos sienten que están enfermos disminuyen su reproducción si son jóvenes, con alto valor reproductivo residual, pero la duplican si son viejos (Velando *et al.*, 2006b); **(c)** Las hembras disminuyen su éxito reproductor con la edad, pero si crían huevos de hembras jóvenes, de mayor calidad, aumentan su inversión (Beamonte-Barrientos *et al.*, 2010).

coevolución de las señales y el cuidado parental (Morales y Velando, 2013).

Senescencia y estrategias de inversión a lo largo de la vida

El seguimiento a largo plazo de la colonia de piquero de patas azules en la Isla Isabel (Drummond *et al.*, 2003) nos permitió explorar las estrategias reproductivas a largo de la vida. En esta colonia, tanto machos como hembras tienen un pico reproductivo entorno a los diez años y a partir de esa edad sufren un deterioro paulatino en la reproducción (Velando *et al.*, 2006b; Beamonte-Barrientos *et al.*, 2010). En los machos este deterioro es más acusado en aquellos que comienzan a reproducirse a una edad más temprana, sugiriendo que la reproducción acelera el envejecimiento (Kim *et al.*, 2011b). Los patrones de senescencia reproductiva en la naturaleza contrastan con la teoría clásica de inversión terminal (Pianka

y Parker, 1975), que sugiere que la inversión parental debe aumentar con la edad, al disminuir el valor reproductivo residual. Nuestros estudios sugieren que los individuos de edad avanzada disponen de menos recursos (Torres y Velando, 2007; Beamonte-Barrientos *et al.*, 2014), lo que tal vez podría explicar esta contradicción.

Para contrastar la hipótesis de la inversión terminal realizamos un experimento en machos de distinta edad (i.e. con distinto valor reproductivo residual), a los que provocamos síntomas de una infección, pero sin producir la enfermedad. Los resultados de este estudio fueron concluyentes, los individuos jóvenes, con altas probabilidades de reproducción futura, redujeron su inversión; en cambio, los viejos cuando se sintieron enfermos duplicaron su esfuerzo reproductor (**Figura 4**), tal y como predice la hipótesis de inversión terminal (Velando *et al.*, 2006b). Un modelo reciente sugiere que la inversión terminal sólo debería ocurrir cuando la supervivencia

esté comprometida, si no, deberían ser prudentes al final de la vida, para evitar la acumulación de daño (McNamara *et al.*, 2009). Algunos de nuestros estudios sugieren que esto podría ocurrir en el piquero de patas azules. En la Isla Isabel, muchos machos viejos frecuentemente se toman un año sabático, lo que mitiga los efectos de la senescencia (Velando *et al.*, 2010). En otro estudio encontramos que las hembras a edad avanzadas tienen menor éxito reproductivo. Esto se debe en parte a que tienen menos recursos, y, por ejemplo, ponen huevos más pequeños y de peor calidad, pero, también, a que son prudentes. Así, las hembras de edad avanzada triplicaron su reproducción cuando criaron huevos provenientes de hembras más jóvenes (de mayor calidad), indicando que las hembras modulan su inversión dependiendo del valor de la reproducción (**Figura 4**; Beamonte-Barrientos *et al.*, 2010).

La integridad de la información genética es esencial para el mantenimiento del linaje, y se cree que la separación temprana de la línea germinal la mantiene libre del daño que se acumula en el soma durante el envejecimiento. Recientes evidencias sugieren que esto puede no ser cierto, y por ejemplo en el piquero de patas azules los machos senescentes presentan más daño en el ADN del esperma (Velando *et al.*, 2011) y un menor reclutamiento de sus descendientes (Torres *et al.*, 2011). Así, la senescencia en la línea germinal masculina puede ser una fuerza selectiva muy importante, con implicaciones en la evolución de la elección femenina (Velando *et al.*, 2008). Cuando los machos de alta calidad pueden invertir recursos en las señales y en la protección del esperma, las señales sexuales podrían ser buenas indicadoras de la integridad de la línea germinal (Velan-

do *et al.*, 2011). Pero también puede haber un compromiso entre los recursos invertidos en las señales sexuales y la protección del esperma, como parece que ocurre en el pez espinoso. Los machos de esta especie expresan una coloración roja en las mejillas y las hembras se emparejan preferentemente con los machos más coloreados. En nuestra población de estudio en el río Sar, los machos más coloridos presentan un mayor daño en el ADN del esperma (Kim y Velando, 2020), probablemente por el compromiso de invertir antioxidantes en la coloración o en la protección del esperma. Este compromiso se traduce en una correlación genética negativa entre la coloración y la viabilidad de los juveniles (**Figura 5**; Kim y Velando, 2016a) que limita la expresión de la coloración y mantiene su variabilidad genética (Kim *et al.*, 2016).

Fenotipos complejos: efectos del desarrollo temprano en las estrategias vitales

Las presiones selectivas durante el desarrollo temprano pueden producir efectos en el conjunto de rasgos que determinarán los estilos de vida. En las últimas décadas los investigadores se han dado cuenta de que existe una gran variabilidad en estos rasgos dentro de una población. En el pez espinoso parece que la selección ha favorecido distintas soluciones a la alta depredación durante la etapa juvenil. En el río Sar, existen juveniles que tienen una coloración muy críptica que les camufla de los depredadores, eso les permite ser solitarios (**Figura 5a**) y conseguir más alimento, lo que se traduce en un mayor crecimiento; otros juveniles, sin embargo, no tienen esa coloración y son muy sociales formando bancos muy nume-

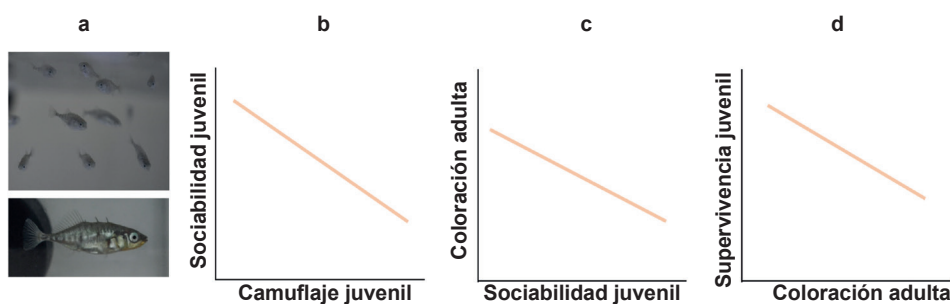


Figura 5. Efecto de la integración fenotípica en diferentes etapas de la vida y en la estrategia vital en el pez espinoso: **(a)** La selección ha favorecido distintas estrategias genéticas en los juveniles del pez espinoso para hacer frente a la depredación, que tiene efectos en la etapa adulta; **(b)** Las familias con juveniles más camuflados son menos sociables (Kim y Velando, 2015); **(c)** Los machos, que de jóvenes son menos sociables, de adultos invierten más en coloración (Kim y Velando, 2016b); **(d)** Correlación genética entre la inversión en coloración roja en la etapa adulta y la supervivencia juvenil (Kim y Velando, 2016a).

rosos, lo que disminuye el riesgo de depredación, pero limita su crecimiento (Kim y Velando 2015). Estas estrategias también afectan a la inversión durante la etapa adulta (**Figura 5**; Kim y Velando, 2016b). Así, la selección sobre un conjunto de rasgos probablemente ha favorecido la integración genética y fenotípica a distintos niveles de organización (celular, fisiológico, comportamental y de estrategia vital; Kim y Velando, 2015; Velando *et al.*, 2017).

En ambientes cambiantes, la selección también puede favorecer la plasticidad en los programas de desarrollo para producir fenotipos adecuados según el ambiente en el que vivirán. Estos ajustes se pueden producir como respuesta a pistas fiables que informan sobre el ambiente futuro, como las que les pueden proporcionar las madres. En la gaviota patiamarilla, por ejemplo, las madres expuestas a depredadores durante la formación del huevo tienen algunos hijos que se esconden más rápido (**Figura 6**; Morales *et al.*, 2018). Esto

probablemente es debido a la transferencia de sustancias (hormonas) al huevo, que tienen un efecto organizacional durante el desarrollo. Los hermanos, incluso durante el desarrollo embrionario, también pueden ser una fuente de información fiable (ver en el anterior número de *Etología*; Parejo, 2019) que afecta a los programas de desarrollo (Noguera *et al.*, 2017). Recientemente realizamos un experimento en incubadoras en el que formamos puestas de tres huevos. En las puestas experimentales, dos de los huevos fueron expuestos a sonidos de alarma de adultos, mientras que en las puestas control los huevos fueron manipulados de forma similar, pero no expuestos a los sonidos de alarma; justo antes de eclosionar, los huevos fueron devueltos a la colonia. En este experimento, tanto los pollos expuestos a sonidos de alarma como sus hermanos, no expuestos pero que crecieron en contacto con ellos, fueron más silenciosos y se escondieron más rápido (**Figura 6**) y además mostraron cambios

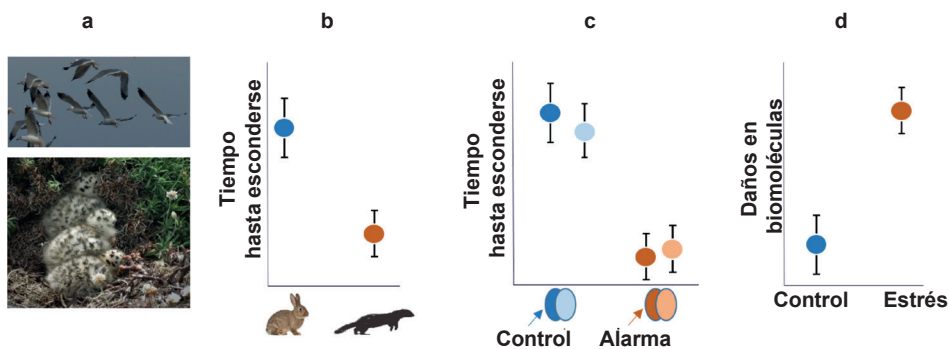


Figura 6. Efectos familiares en la programación fenotípica durante el desarrollo en la gaviota patiamarilla: **(a)** En esta especie cuando entra un depredador en la colonia los adultos hacen un revuelo y emiten gritos de alarma; los pollos en cuanto oyen estos gritos se esconden rápidamente; **(b)** Los pollos de madres que fueron expuestas a un depredador durante la formación del huevo se escondieron más rápidamente (Morales *et al.*, 2018), lo que sugiere que el comportamiento antidepredatorio es modulado durante el desarrollo embrionario; **(c)** Los embriones expuestos a sonidos de alarma, se esconden más rápidamente después de nacer, y también sus hermanos, que estuvieron en contacto con ellos durante el desarrollo embrionario (Noguera y Velando, 2019); **(d)** El estrés, y su transmisión, social afecta a la trayectoria de diversos rasgos durante el desarrollo, mostrando, por ejemplo, más daño en diferentes biomoléculas antes de abandonar el nido (Noguera *et al.*, 2017).

consistentes a distintos niveles de organización (hormonales, epigenéticos, fisiológicos, de crecimiento y comportamentales; Noguera y Velando, 2019). Es muy probable que estos cambios afecten a la trayectoria vital (**Figura 6**), aunque necesitamos explorar si estos efectos perduran a lo largo de la vida y si la transmisión social de información a etapas tempranas puede afectar a la dinámica de los grupos sociales.

Buscando respuestas, encontrando preguntas

Desde que comencé hacer investigación en el campo de la ecología evolutiva las explicaciones teóricas han ido cambiando. Los modelos teóricos han sido una excelente herramienta para

poder captar la esencia de los procesos y hacer predicciones que se puedan poner a prueba. Sin embargo, a veces, caemos en la tentación de considerar que la base teórica actual es definitiva. Mi impresión es la contraria, necesitamos más estudios y modelos que recojan la complejidad de factores que afectan a los rasgos de comportamiento. La historia natural de las especies es una fuente para nuevas ideas y estudiar por primera vez casos específicos puede arrojar nuevas perspectivas.

Nuestra investigación, aunque ha servido para conocer en detalle algunos de los factores que afectan a las decisiones reproductivas y a las trayectorias de desarrollo, también han abierto muchas preguntas. Así, por ejemplo, no está claro qué es lo que favorece que los rasgos socio-sexuales evolucionen

para manipular a otros individuos (Wachtmeister y Enquist 2000), aumentar su motivación (Servedio *et al.*, 2013), negociar el cuidado parental (Lessells y McNamara, 2012) o cooperar (Servedio *et al.*, 2019). Necesitamos nuevos modelos teóricos que también incluyan la complejidad de las relaciones familiares. En las estrategias vitales, estamos tan sólo empezando a comprender los factores que afectan a las decisiones de los animales al final de la vida (McNamara *et al.*, 2009), y sus consecuencias transgeneracionales (Schroeder *et al.*, 2015). Desconocemos las consecuencias de los efectos familiares (sociales) durante el desarrollo en las trayectorias vitales, y sus efectos en la coevolución social (Noguera *et al.*, 2017).

La búsqueda de repuestas conlleva encontrar muchas preguntas que abordar. A mi juicio, en la ecología del comportamiento se necesitan más estudios de los animales en su medio, estudios que exploren nuevas preguntas, y también nuevos organismos, tarea que espero que aborden nuevas generaciones de investigadores.

Agradecimientos

Le estoy muy agradecido a Juan Soler por invitarme a reflexionar sobre nuevas líneas de investigación. A José Carlos Noguera, Judith Morales, Sin-Yeon Kim y Roxana Torres les agradezco las preguntas compartidas y sus comentarios sobre una versión inicial de este trabajo. Este artículo es en homenaje a todos los investigadores y estudiantes con los que he compartido inquietudes y jornadas de campo y especialmente a René Beamonte, un investigador brillante, con el que disfruté muchos años en el campo y que desgraciadamente ya no está con nosotros.

Referencias

- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., Drummond, H., Torres, R., 2010. Senescence of maternal effects: aging influences egg quality and rearing capacities of a long-lived bird. *The American Naturalist*, **175**: 469–480.
- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., Torres, R., 2014. Age-dependent effects of carotenoids on sexual ornaments and reproductive performance of a long-lived seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **68**: 115–126.
- Blount, J. D., Surai, P. F., Nager, R. G., Houston, D. C., Møller, A. P., Trewby, M. L., Kennedy, M. W., 2002. Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: a supplemental feeding study of maternal effects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **269**: 29–36.
- Dentressangle, F., Boeck, L., Torres, R., 2008. Maternal investment in eggs is affected by male feet colour and breeding conditions in the blue-footed booby, *Sula nebouxii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **62**: 1899–1908.
- Drummond, H., Torres, R., Krishnan, V., 2003. Buffered development: resilience after aggressive subordination in infancy. *The American Naturalist*, **161**: 794–807.
- Eibl-Eibesfeldt, I., 1975. *Ethology: the biology of behaviour*. Trans. E. Klinghammer. New York: Holt, Rhinehart, and Winston.
- Fisher, R., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Huxley, J. S., 1914. 33. The Courtship – habits of the Great Crested Grebe (*Podiceps cristatus*); with an addition to the Theory of Sexual Selection. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **84**: 491–562.
- Kim, S.-Y., Velando, A., 2015. Phenotypic integration between antipredator behavior and camouflage pattern in juvenile sticklebacks. *Evolution*, **69**: 830–838.
- Kim, S.-Y., and A. Velando. 2016a. Genetic conflict between sexual signalling and ju-

- venile survival in the three-spined stickleback. *BMC Evolutionary Biology*, **16**: 52.
- Kim, S.-Y., Velando, A., 2016b. Unsociable juvenile male three-spined sticklebacks grow more attractive. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **70**: 975–980.
- Kim, S.-Y., Velando, A., 2020. Attractive male sticklebacks carry more oxidative DNA damage in the soma and germline. *Journal of Evolutionary Biology*, **33**: 121–126.
- Kim, S.-Y., Noguera, J. C., Morales, J., Velando, A., 2011a. The evolution of multi-component begging display in gull chicks: sibling competition and genetic variability. *Animal Behaviour*, **82**: 113–118.
- Kim, S.-Y., Velando, A., Torres, R., Drummond, H., 2011b. Effects of recruiting age on senescence, lifespan and lifetime reproductive success in a long-lived seabird. *Oecologia*, **166**: 615–626.
- Kim, S.-Y., Metcalfe, N. B., Velando, A., 2016. A benign juvenile environment reduces the strength of antagonistic pleiotropy and genetic variation in the rate of senescence. *Journal of Animal Ecology*, **85**: 705–714.
- Lessells, C., McNamara, J. M., 2012. Sexual conflict over parental investment in repeated bouts: negotiation reduces overall care. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**: 1506–1514.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A., Fromhage, L., 2009. Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**: 4061–4066.
- Moore, A. J., Pizzari, T., 2005. Quantitative genetic models of sexual conflict based on interacting phenotypes. *The American Naturalist*, **165**: S88–S97.
- Morales, J., Alonso-Alvarez, C., Pérez, C., Torres, R., Serafino, E., Velando, A., 2009. Families on the spot: sexual signals influence parent–offspring interactions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**: 2477–2483.
- Morales, J., Lucas, A., Velando, A., 2018. Maternal programming of offspring anti-predator behavior in a seabird. *Behavioral Ecology*, **29**: 479–485.
- Morales, J., Velando, A., 2013. Signals in family conflicts. *Animal Behaviour*, **86**: 11–16.
- Noguera, J. C., Kim, S.-Y., Velando, A., 2013. Maternal testosterone influences a begging component that makes fathers work harder in chick provisioning. *Hormones and behavior*, **64**: 19–25.
- Noguera, J. C., Kim, S.-Y., Velando, A., 2017. Family-transmitted stress in a wild bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **114**: 6794–6799.
- Noguera, J. C., Morales, J., Pérez, C., Velando, A., 2010. On the oxidative cost of begging: antioxidants enhance vocalizations in gull chicks. *Behavioral Ecology*, **21**: 479–484.
- Noguera, J. C., Velando, A., 2019. Bird embryos perceive vibratory cues of predation risk from clutch mates. *Nature Ecology & Evolution*, **3**: 1225–1232.
- Parejo, D., 2019. Información social en la toma de decisiones por los animales. *Etología*, **25**: 11–26.
- Pérez, C., Lores, M., Velando, A., 2010a. Oil pollution increases plasma antioxidants but reduces coloration in a seabird. *Oecologia*, **163**: 875–884.
- Pérez, C., Munilla, I., Lopez-Alonso, M., Velando, A., 2010b. Sublethal effects on seabirds after the Prestige oil-spill are mirrored in sexual signals. *Biology Letters*, **6**: 33–35.
- Pérez, C., Velando, A., Lores, M., 2008. Red coloration signals antioxidant availability in the yellow-legged gull. *Behavioral Ecology*, **19**: 967–973.
- Pianka, E. R., Parker, W. S., 1975. Age-specific reproductive tactics. *The American Naturalist*, **109**: 453–464.
- Ricklefs, R. E., Wikelski, M., 2002. The physiology/life-history nexus. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**: 462–468.
- Servedio, M. R., Powers, J. M., Lande, R., Price, T. D., 2019. Evolution of sexual cooperation from sexual conflict. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **116**: 23225–23231.
- Servedio, M. R., Price, T. D., Lande, R., 2013. Evolution of displays within the pair bond. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **280**:

- 20123020.
- Tinbergen, N., Perdeck, A., 1950. On the begging response in the newly hatched Herring Gull chick (*Larus a. argentatus*). *Behaviour*, **3**: 1–38.
- Torres, R., Drummond, H., Velando, A., 2011. Parental age and lifespan influence offspring recruitment: a long-term study in a seabird. *Plos One*, **6**: e27245.
- Torres, R., Velando, A., 2007. Male reproductive senescence: the price of immune-induced oxidative damage on sexual attractiveness in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology*, **76**: 1161–1168.
- Torres, R., Velando, A., 2010. Color in a long-lived tropical seabird: sexual selection in a life-history context. Pages 155–188 *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press.
- Trivers, R., 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man*, 1871–1971 (B. Campbell, Editor). Aldine, Chicago.
- Trivers, R. L., 1974. Parent–Offspring Conflict. *American Zoologist*, **14**: 249–264.
- Velando, A., 2004. Female control in yellow-legged gulls: trading paternity assurance for food. *Animal Behaviour*, **67**: 899–907.
- Velando, A., Alonso-Alvarez, C., 2003. Differential body condition regulation by males and females in response to experimental manipulations of brood size and parental effort in the blue-footed booby. *Journal of Animal Ecology*, **72**: 846–856.
- Velando, A., Beamonte-Barrientos, R., Torres, R., 2006a. Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by females to adjust reproductive investment. *Oecologia*, **149**: 535–542.
- Velando, A., Beamonte-Barrientos, R., Torres, R., 2014. Enhanced male coloration after immune challenge increases reproductive potential. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**: 1582–1589.
- Velando, A., Costa, M. M., Kim, S.-Y., 2017. Sex-specific phenotypes and metabolism-related gene expression in juvenile sticklebacks. *Behavioral Ecology*, **28**: 1553–1563.
- Velando, A., Drummond, H., Torres, R., 2006b. Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**: 1443–1448.
- Velando, A., Drummond, H., Torres, R., 2010. Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biology Letters*, **6**: 194–196.
- Velando, A., Kim, S.-Y., Noguera, J. C., 2013. Begging response of gull chicks to the red spot on the parental bill. *Animal Behaviour*, **85**: 1359–1366.
- Velando, A., Noguera, J., Drummond, H., Torres, R., 2011. Senescent males carry premutagenic lesions in sperm. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**: 693–697.
- Velando, A., Torres, R., Alonso-Alvarez, C., 2008. Avoiding bad genes: oxidatively damaged DNA in germ line and mate choice. *Bioessays*, **30**: 1212–1219.
- Velando, A., Torres, R., Espinosa, I., 2005. Male coloration and chick condition in blue-footed booby: a cross-fostering experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **58**: 175–180.
- Wachtmeister, C.-A., Enquist, M., 2000. The evolution of courtship rituals in monogamous species. *Behavioral Ecology*, **11**: 405–405.
- West-Eberhard, M. J., 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *The Quarterly Review of Biology*, **58**: 155–183.
- Williams, G. C., 1966. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, **100**: 687–690.
- Wolf, M., Van Doorn, G. S., Leimar, O., Weissing, F. J., 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature*, **447**: 581–584.

Con el patrocinio de:



VICERESIDENCIA
CUARTA DEL GOBIERNO
MINISTERIO
PARA LA TRANSICIÓN ECOLÓGICA
Y EL RETO DEMOGRÁFICO



METODOLOGÍAS

El metaanálisis: una herramienta estadística conciliadora

Amparo Herrera–Dueñas y Javier Pineda–Pampliega

Departamento de Biodiversidad, Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Complutense de Madrid, 28040 Madrid, España

E-mail: bio.ahd@gmail.com

Resumen

Un metaanálisis es una revisión sistemática cuantitativa de los resultados de investigación, una herramienta estadística de gran utilidad a la hora de revisar y extraer conclusiones generales teniendo en cuenta las publicaciones existentes sobre una misma cuestión, cada una con sus diferentes teorías, enfoques y aproximaciones. Así, la técnica del metaanálisis nos permite manejar y sintetizar un gran volumen de información de forma reproducible y rigurosa, reduciendo los resultados de cada uno de los estudios publicados a una serie de parámetros estadísticos comparables entre sí. En el presente artículo se describen los pasos a seguir para la realización de un metaanálisis y su interpretación, y tiene como único objetivo animar a los investigadores a iniciarse en esta técnica estadística para llevar a cabo la revisión sistemática de su área de estudio.

Palabras clave: revisión sistemática, tamaño de efecto (*effect size*), modelo de efecto fijo *versus* aleatorio; heterogeneidad, diagrama de efectos (*forest plot*), sesgo de publicación (*publication bias*)

Qué es un metaanálisis y por qué son interesantes

En términos generales, el metaanálisis es una técnica estadística desarrollada para el análisis cuantitativo de una revisión bibliográfica (Gurevitch *et al.*, 2018). La revisión o síntesis bibliográfica constituye un pilar esencial de la investigación. Implica una revisión metódica, objetiva y rigurosa de los estudios realizados hasta la fecha sobre una determinada cuestión (Sánchez–Meca, 2010), y su principal objetivo es integrar los resultados de cada uno de ellos para poder generalizar sus hallaz-

gos y desarrollar aplicaciones prácticas (Ferreira González *et al.*, 2011).

Tradicionalmente, las revisiones bibliográficas se realizaban de forma cualitativa. Solía pedirse a un experto en ese campo que realizase una búsqueda de los artículos que considerase más relevantes e influyentes y desarrollase una síntesis de estos exponiendo sus resultados y conclusiones (Marín Martínez *et al.*, 2009). Este método nos permitía conocer el punto de vista del experto a la hora de interpretar estos resultados; lo que implica un cierto grado de subjetividad y, por tanto, un cierto riesgo de que las interpretacio-

nes variaran entre expertos (Gisbert y Bonfill, 2003). A este tipo de revisión se le conoce actualmente como revisión narrativa, y aún resulta útil a la hora de establecer marcos conceptuales, plantear nuevas perspectivas y analizar el desarrollo histórico de las contribuciones (Koricheva *et al.*, 2013). Sin embargo, si el objetivo de la revisión es dirimir controversias o generalizar resultados, debemos buscar otros métodos más precisos. Lo mismo sucede si la cuestión que nos ocupa requiere la revisión de un número muy elevado de publicaciones; en este caso también resultará imposible integrar los resultados de todas ellas en un texto narrativo (Koricheva *et al.*, 2013).

Con el objetivo de suplir las carencias de la revisión narrativa, en 1976 Glass propone una nueva forma de llevar a cabo las revisiones bibliográficas y la síntesis de resultados de distintos trabajos. Acuña el término de metaanálisis, y lo define como “el análisis estadístico de una larga serie de resultados procedentes de estudios individuales, con el propósito de integrar los hallazgos obtenidos” (Glass, 1976). Años más tarde, Hedges y Olkin (1985) se encargaron de desarrollar los modelos estadísticos adecuados para el escenario metaanalítico. Fue a principios de los noventa cuando este nuevo método analítico surgido en el campo de las ciencias sociales y médicas se introdujo en el mundo de la ecología, de la etología y de la biología evolutiva (Järvinen, 1991).

Desde entonces, la técnica del metaanálisis se ha vuelto cada vez más popular en estos y otros campos debido a su utilidad para responder a multitud de cuestiones de interés para la etología, la ecología y la biología evolutiva. Así pues, la técnica del metaanálisis ha resultado útil para evaluar y proporcionar evidencias sobre fenómenos a

escala global como el cambio climático (Parmesan y Yohe, 2003) o los efectos de la latitud sobre la biodiversidad (Hillebrand, 2004). También permite comprobar las hipótesis y teorías relacionadas con cuestiones ampliamente estudiadas, como es el caso de la selección sexual (Jennions *et al.*, 2012), ayudando a organizar la información disponible, y permitiendo identificar las lagunas de conocimiento existentes hasta la fecha (Koricheva *et al.*, 2013). Además, al permitir generalizar ciertos resultados pero sin perder de vista la influencia de los factores locales, el metaanálisis resulta una herramienta útil para la toma de decisiones en áreas como la biología de la conservación y la ecología aplicada (Stewart, 2010; Mengersen *et al.*, 2013).

Utilizando términos más rigurosos y precisos, el metaanálisis es un método estadístico que permite combinar la magnitud de los resultados obtenidos a lo largo de un conjunto de publicaciones que versan sobre la misma cuestión (Botella y Sánchez–Meca, 2015). Traduce los resultados de cada publicación a una métrica común conocida como tamaño de efecto o *effect size* que permite hacer una estimación combinada y ponderada, expresada mediante un intervalo de confianza, del efecto global (*overall effect*) del fenómeno analizado sobre la cuestión de estudio (Botella y Zamora, 2017). Es decir, extrae el resultado de cada uno de los estudios incluidos en la revisión de forma que cada resultado publicado se convierte en una observación (*n*) del nuevo análisis, que tendrá mayor o menor peso en la estimación combinada según la precisión del estudio del que procede. Por tanto, los tamaños del efecto de interés obtenidos de cada estudio se combinan dando lugar a un tamaño de efecto global cuyo intervalo de confianza diferirá

o no de 0, en función de si hay evidencias de que el fenómeno analizado tiene influencia sobre la cuestión planteada o no, respectivamente.

Además de caracterizar el efecto global de un determinado fenómeno, el metaanálisis nos permite analizar la influencia de otras fuentes de variación o covariables (moderadores o *moderators*) presentes en los estudios de origen. El estudio e interpretación de la influencia de estos moderadores y de la heterogeneidad que generan puede resultar más relevante que el análisis del efecto global cuando el objetivo es generalizar los resultados obtenidos o su aplicación práctica (Gurevitch *et al.*, 2018).

Para entender mejor en qué consiste un metaanálisis, veamos como ejemplo el considerado como el primer metaanálisis realizado en el campo de la ecología: (Järvinen, 1991). Imaginad que queremos saber cómo influye la edad de la hembra sobre el tamaño y la fecha de puesta en dos especies de aves, el carbonero común (*Parus major*) y el papamoscas cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*). En este caso, buscaremos en la literatura artículos publicados que hayan explorado previamente esta cuestión. Para poder compararlos entre sí, debemos reducir los resultados de cada uno de los artículos seleccionados a una métrica común, mediante el cálculo del tamaño de efecto de la relación entre la edad de la hembra y la fecha de puesta y la edad de la hembra y el tamaño de puesta. Para ello se utilizan una serie de fórmulas que calculan el tamaño de efecto a partir de las medias de las variables de interés (cada una con su respectiva desviación estándar, y tamaño muestral), extraídas directamente de cada uno de los estudios recopilados para el metaanálisis. También anotamos en la tabla otros factores potencialmente influyentes (moderado-

res) como, por ejemplo, el tipo de hábitat, para que esa posible influencia sea tenida en cuenta en el análisis.

Una vez calculados los tamaños de efecto de cada estudio, procedemos al análisis y obtendremos un tamaño de efecto global para la relación entre la edad de la hembra y el tamaño de puesta y otro para la relación entre la edad de la hembra y la fecha de puesta. Este suele expresarse según un intervalo de confianza de 0 a 1 y se representan mediante un gráfico de efectos (*forest plot*). En este tipo de gráficos, valores cercanos a 0 indican que en general la edad de la hembra no guarda relación con el tamaño de puesta y/o la fecha de puesta; mientras que, si el resultado se acerca a $+$ o $-$ 1, entonces diremos que en general, la edad de la hembra influye positiva o negativamente de forma significativa sobre el tamaño y/o la fecha de puesta.

La revisión sistemática y el metaanálisis

Como hemos comentado previamente, la revisión sistemática nace de la necesidad de estandarizar los criterios de búsqueda y selección de la información para así aumentar la objetividad y replicabilidad de la misma (Sánchez-Meca, 2010). Se trata de una síntesis sobre una determinada investigación caracterizada por la definición y cumplimiento de un protocolo estricto previo a la búsqueda de información. En él se debe describir la metodología a seguir, incluyendo detalles precisos sobre la estrategia de búsqueda y los criterios de inclusión (Marín Martínez *et al.*, 2009). Este protocolo otorga a la revisión sistemática un carácter riguroso, informativo, exhaustivo y explícito (Gisbert y Bonfill, 2003).

Una revisión sistemática puede incluir o no un metaanálisis. Digamos que la revisión sistemática es un paso previo y necesario a la realización del metaanálisis, pero no siempre es necesario realizar el análisis cuantitativo de la información obtenida. Así, si los resultados obtenidos de los estudios seleccionados se resumen y presentan de forma descriptiva o cualitativa, el procedimiento resultante es una revisión sistemática. Si por el contrario, consideramos oportuno combinar con métodos estadísticos estos resultados, entonces el procedimiento resultante es un metaanálisis (Gisbert y Bonfill, 2003).

La realización de un metaanálisis va a dar mayor precisión a nuestra revisión sistemática ya que nos permite apoyar nuestras conclusiones con cifras fácilmente comparables e interpretables (Marín Martínez *et al.*, 2009). Sin embargo, debemos considerar que el metaanálisis es más estricto en cuanto a la forma, y más exigente en cuanto a la extracción de los datos (Koricheva *et al.*, 2013). En algunos casos puede ocurrir que, tras la revisión sistemática, nos demos cuenta de que los estudios analizados no proporcionan los datos necesarios para el cálculo de los tamaños de efecto (tamaño muestral, desviación estándar...). En estos casos, antes de excluir a estas publicaciones de la revisión, a veces se opta por realizar sólo la revisión sistemática cualitativa, o realizar la revisión cualitativa y complementarla con los resultados del metaanálisis del subconjunto de publicaciones que si aportaban información suficiente. Por ejemplo, supongamos que estamos revisando cuál es el efecto del uso de un determinado pesticida sobre el éxito reproductor de las poblaciones de aves. Puede ocurrir que, por alguna razón, los estudios realizados en Europa contengan información suficiente para

la realización del metaanálisis mientras que los de otras regiones del mundo no. En este caso, en lugar de eliminar publicaciones y centrar nuestro estudio en Europa, podemos realizar la revisión sistemática de todas las publicaciones y complementarla con un metaanálisis realizado sobre la región europea.

Las fases de un metaanálisis

Como ya hemos visto, el paso previo a un buen metaanálisis coincide con una revisión sistemática. Por tanto, las primeras fases del metaanálisis son comunes a ambos procedimientos (**Figura 1**).

1. Formulación del problema

El primer paso de una buena revisión sistemática es formular la pregunta adecuada y estructurarla correctamente (Botella y Gambara, 2006; Sánchez–Meca, 2010). El esquema más habitual es preguntarnos si dos variables están o no relacionadas, y en caso afirmativo, cuál es la magnitud de dicha asociación. Una buena pregunta es aquella que versa sobre un tema de gran interés, pero a la vez es suficientemente específica como para poder encontrar una respuesta invirtiendo una cantidad razonable de tiempo y recursos.

A veces, es necesario descomponer las preguntas muy complejas o que tratan problemas muy amplios para poder abordarlas en una revisión sistemática (Koricheva *et al.*, 2013). Por ejemplo, podemos preguntarnos: “¿Son efectivas las áreas protegidas para el mantenimiento de la biodiversidad y la reducción de la pérdida de hábitat?” y encontrar un abrumador número de publicaciones como resultado; o preguntarnos: “¿Son efectivas las áreas protegidas terrestres para el mantenimiento

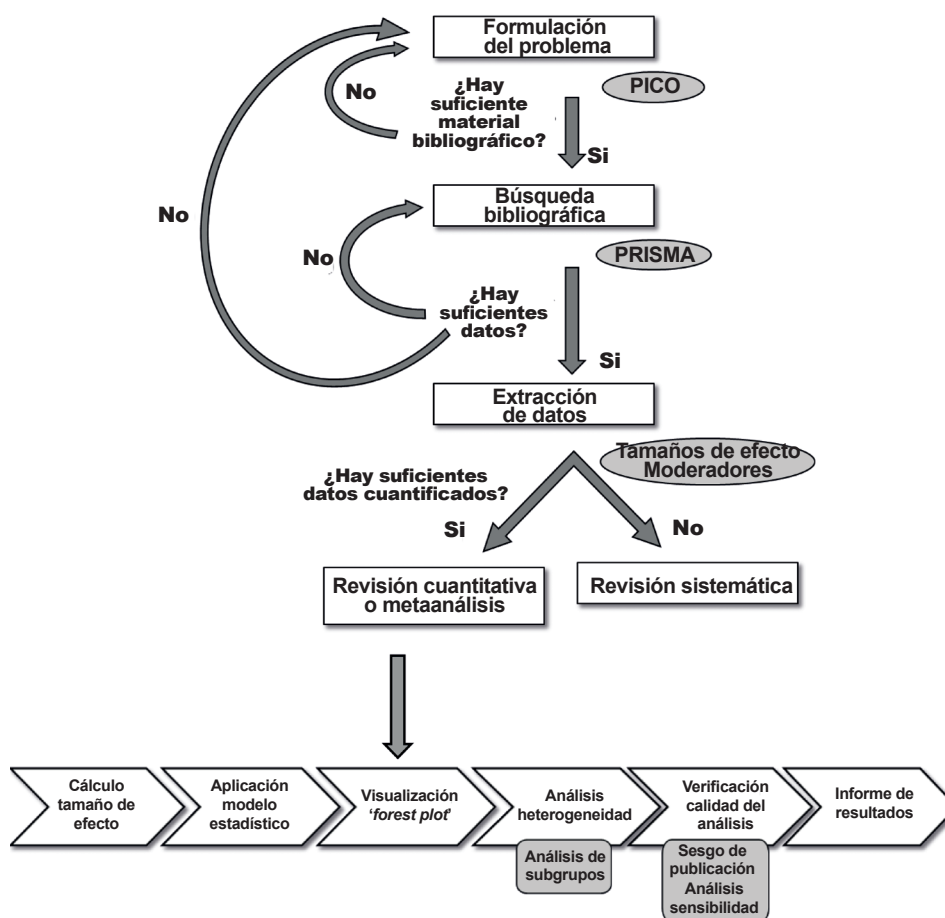


Figura 1. Diagrama de flujo para la realización de una revisión sistemática cualitativa o cuantitativa (metaanálisis).

de la biodiversidad y la reducción de la pérdida de hábitat?” y obtener en nuestra búsqueda un número de publicaciones mucho más asequible, dejando fuera de nuestro proyecto el estudio de las reservas marinas, o creando otro proyecto independiente para el estudio de estas reservas.

Una aproximación habitual a la hora de formular preguntas es seguir la estructura PICO (Koricheva *et al.*, 2013; Bolaños y Calderon, 2014), acrónimo

de *Population – Intervention – Comparator – Outcome*. Según esta regla, la pregunta realizada debe incluir: la población objeto de interés; el tratamiento o la intervención que se quiere evaluar (en estudios observacionales este apartado no se contempla); el grupo control o de referencia contra el que se hace la comparación (el cual tampoco suele estar presente en los estudios no experimentales); y la respuesta por parte de la población de estudio a con-

secuencia del tratamiento o la acción estudiada.

Un ejemplo de pregunta PICO sería: ¿Qué efecto tiene el uso del pesticida A38 [I] sobre la supervivencia [O] de las abejas [P] en comparación [C] con poblaciones de abejas de áreas control sin pesticidas?

2. Búsqueda bibliográfica

Una vez tenemos clara nuestra pregunta, podemos comenzar la búsqueda de artículos sobre el tema. En esta etapa el punto clave es la elaboración de un protocolo sobre la búsqueda bibliográfica que vamos a llevar a cabo. Dicho protocolo debe ser tan detallado y riguroso como sea posible, aunque sin perder de vista las limitaciones de tiempo y recursos que tengamos.

El protocolo debe especificar al menos: las bases de datos utilizadas, la cadena de búsqueda empleada en las bases, los motores de búsqueda y un formulario con las preguntas clave para determinar la inclusión o exclusión del artículo en cuestión en nuestra revisión (Sousa y Ribeiro, 2008; Marín Martínez *et al.*, 2009). Para ampliar más información sobre la elaboración de un protocolo, consulta el **Cuadro 1**.

Cuanto más detallado sea nuestro protocolo más objetivo resultará nuestro estudio, y mayor será su repetibilidad.

Para llevar un control del filtrado de búsqueda que realizamos, podemos utilizar un diagrama PRISMA (Liberati *et al.*, 2009), el cual nos permite visualizar cuántos artículos han sido eliminados, por qué razón, y en qué etapa (**Figura 2**).

En el caso de que el número de artículos encontrados sea inabordable o demasiado escaso podemos replantearnos nuestro protocolo de búsqueda y mejorar los puntos clave necesarios para optimizar nuestra búsqueda. Tam-

bién durante esta etapa nos iremos fijando en el tipo de estudios que encontramos (observacionales, experimentales), la cantidad y tipo de datos que presentan, los factores que parecen tener más influencia...; en definitiva, toda aquella información que nos pueda ser útil de cara al siguiente paso.

3. Extracción de los datos

Una vez tengamos claro qué artículos vamos a incluir en la revisión y qué información vamos a extraer de ellos, podemos comenzar la extracción de dicha información.

En esta etapa es clave el diseño de una base de datos adecuada que nos permita recoger la información de una forma eficiente durante la extracción, y almacenarla de forma que resulte fácil volver a ella a lo largo del estudio (Koricheva *et al.*, 2013).

Durante la extracción de los datos, podemos aprovechar para evaluar si nuestra cuestión debe ser desarrollada como una revisión sistemática cualitativa, o, si por el contrario, debemos hacer un metaanálisis (Gisbert y Bonfill, 2004). En este último caso, necesitaremos extraer algunos datos adicionales para el análisis estadístico que veremos a continuación, por lo que tendremos que modificar ligeramente la base de datos sobre la que estamos trabajando.

En este punto, tanto si vamos a realizar una revisión sistemática como un metaanálisis, podemos aprovechar para revisar la efectividad de nuestro protocolo de búsqueda, plantearnos si debemos redefinir nuestra pregunta o modificar los criterios de búsqueda (Gisbert y Bonfill, 2004), y en caso afirmativo, volver sobre nuestros pasos para enmendar los errores cometidos antes de proceder a la revisión en sí.

Cuadro 1. Cómo diseñar la estrategia de búsqueda para una revisión sistemática.

- a) **Dónde buscar:** listado de las bases de datos y los motores de búsqueda que vamos a emplear. Incluiremos otras fuentes de información: informes, tesis, páginas web que contengan metadatos, datos propios...
- b) **Definir los términos de la búsqueda:** incluiremos los elementos de la pregunta PICO. Añadiremos los sinónimos de estos elementos y otros que nos parezcan relevantes como por ejemplo la región o el nombre de alguna especie si queremos restringir nuestra búsqueda.
- c) **Establecer las combinaciones de búsqueda:** pensaremos todas las combinaciones posibles de los términos de búsqueda para afinar la selección de artículos. Utilizaremos los comodines (? , *), operadores booleanos (AND, OR, NOT), comillas “ ” y paréntesis () para establecer dichas combinaciones.
- d) **Definir los límites:** idiomas en los que nos vamos a centrar, los rangos de fechas... En caso de realizar la búsqueda en más de un idioma debemos hacer los pasos b y c para cada idioma.
- e) **Comprobar la efectividad de la búsqueda:** lanzamos la búsqueda y comprobamos el número de artículos encontrados, verificamos si parece que estos cumplen con los requisitos que queríamos. Elaboramos un formulario para filtrar los resultados obtenidos con preguntas clave para determinar su exclusión (por ejemplo, porque no esté disponible el texto completo, porque este duplicado, o porque se trate de una revisión narrativa que no contenga datos en sí).

4. Ejecución del análisis estadístico

En caso de que decidamos hacer un metaanálisis con la totalidad o un subgrupo de publicaciones de la revisión, lo primero que debemos hacer es definir qué tamaño de efecto vamos a utilizar y qué moderadores, para empezar a buscar esta información en los artículos e introducirla en la base de datos.

El tamaño de efecto

El tamaño de efecto (*effect size*) expresa la magnitud del efecto de interés. Su objetivo es reducir los resultados de los diferentes estudios a una métrica común que permita su comparación (Borenstein *et al.*, 2009). Existen distintas metodologías para la estima del tamaño de efecto en función del tipo de datos y de la información aportada en el artículo.

Según el tipo de datos, podemos clasificar los tamaños de efecto en grupos (Rosenberg *et al.*, 2013). A continuación describimos tres de los más utilizados en ecología y biología evolutiva:

a) Basados en medias: para datos que se presentan como la comparación entre dos grupos (por ejemplo, exposición a un pesticida frente a un grupo control) con una variable de respuesta continua (por ejemplo, condición física). Pertenecen a este grupo el índice de Hedges *d*, y el cociente de respuesta (*response ratio*).

b) Basados en datos binarios: para aquellos que se presentan también como la comparación entre dos grupos, sólo que en este caso la variable respuesta es dicotómica (por ejemplo, sobreviven o no sobreviven). Los tamaños de efecto más utilizados en este caso

son la diferencia de riesgo (*rate difference*), el riesgo relativo (*risk ratio*) y el cociente de posibilidad (*odds ratio*).

c) Basados en correlaciones: para datos que se presentan como la relación entre dos variables continuas (por ejemplo, relación entre el aumento de la temperatura y condición física). El tamaño de efecto más utilizado en este caso es el índice de correlación transformado de Pearson, *r*.

Para más información sobre algunos de los tamaños de efecto más utilizados en ecología y su cálculo según la información disponible en el artículo, consulta el **Cuadro 2**.

En caso de que estemos utilizando datos presentados de forma diversa, se recomienda hacer metaanálisis separados, según el tipo de tamaño de efecto que permita estimar cada tipo de datos. Ya que, aunque existen formas de transformar distintos índices de tamaño de efecto, en principio no se recomienda combinarlos en un mismo metaanálisis (Borestein *et al.*, 2009; Koricheva *et al.*, 2013).

Los moderadores

La elección de los moderadores o co-variables (*moderators*) también debe decidirse en este punto. Podemos seleccionar como moderadores variables ecológicas relacionadas con la población objeto de nuestro estudio (hábitat, especies, región...), variables metodológicas relacionadas con la naturaleza de los datos, o aquellas relacionadas con el diseño experimental de los estudios (Stewart *et al.*, 2013).

Los moderadores van a ofrecer información complementaria de gran utilidad y, además, contribuyen a explicar en parte la heterogeneidad encontrada entre los artículos revisados (Sánchez Meca y Botella, 2010). Sin embargo, también debemos tener en

cuenta que la inclusión de muchos moderadores aumentará la complejidad del análisis y le restará potencia, ya que aumentará los intervalos de confianza de los tamaños de efecto. Además, incluir demasiados moderadores puede causar un problema de sesgo ecológico o *ecological bias* (Stewart *et al.*, 2013). Esto ocurre cuando el subgrupo creado muestra un comportamiento totalmente diferente del resto de datos. En este caso, si esta nueva categorización no aporta nada a nuestra pregunta, una buena solución es minimizar el número de moderadores usando solamente los estrictamente necesarios. Otra solución es separar este subgrupo del set de datos y analizarlos de forma independiente de una forma más exhaustiva. Por ejemplo, si introducimos “especie” como moderador, puede ocurrir que una especie en concreto se desvíe totalmente del resto. Si en nuestro caso nos parece irrelevante que una especie en concreto responda de forma distinta porque estamos estudiando un fenómeno a nivel de familia, no deberíamos haber incluido “especie” como moderador. Si por el contrario nos parece de interés señalar la singularidad de esta especie, la sacaremos del metaanálisis y analizaremos a este subgrupo de forma independiente.

En cualquier caso, y sólo como consejo práctico, a la hora de extraer los datos siempre es preferible obtener toda la información posible en una primera ronda, aunque luego decidamos no utilizar esos moderadores. Esta opción es siempre mejor que volver a releer todas las publicaciones *a posteriori* porque en el transcurso del análisis descubramos que habría sido interesante introducir un nuevo moderador pero, desafortunadamente, no extrajimos ese dato la primera vez.

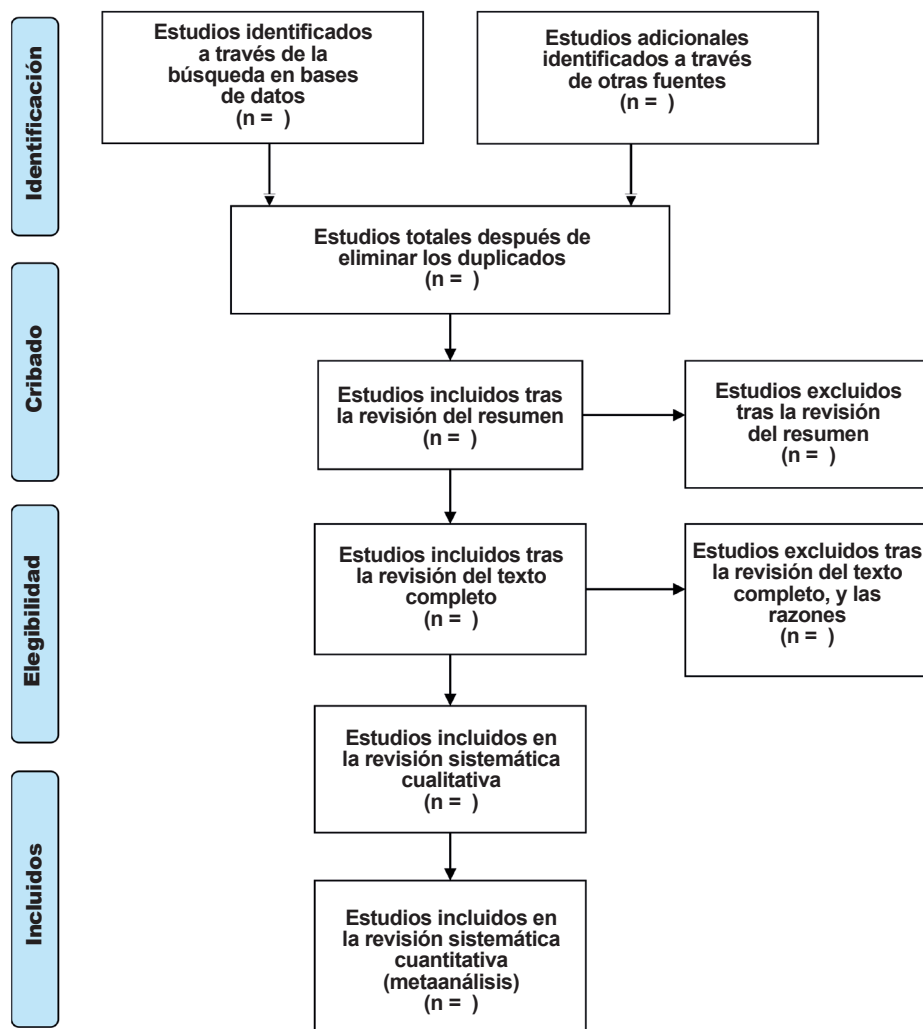


Figura 2. Diagrama PRISMA para organizar y visualizar el cribado de los artículos durante el proceso de búsqueda. Modificado del original (Moher *et al.*, 2009).

La elección del modelo estadístico

La elección del modelo estadístico es esencial para la correcta ejecución de cualquier análisis, y el metaanálisis no es una excepción. Para la elección del modelo tendremos en cuenta las características y condiciones de nuestro

estudio como son el objetivo, la naturaleza de los datos y las principales fuentes de variación dentro y entre grupos (Mengersen *et al.*, 2013).

La clave del metaanálisis radica en la adecuada ponderación de los tamaños de efecto de cada estudio, asignándoles

Cuadro 2. Cálculo de los tamaños de efecto más frecuentes (Rosenberg *et al.*, 2013).**Índice de Hedges, d**

Se utiliza cuando necesitas comparar medias entre dos grupos, por ejemplo, tratados frente a control, o tratados A frente a tratados B. Para calcularlo, se necesita la media (X_e , X_c), la desviación estándar (s_e , s_c) y el tamaño muestral de ambos grupos (N_e , N_c). Se puede utilizar incluso con tamaños de muestra reducidos ($n = 5$) gracias a la corrección del factor J ; sin embargo, requiere que las varianzas de ambos grupos no difieran demasiado:

$$d = [(X_e - X_c) / s] J$$

Siendo s la desviación estándar agrupada:

$$s = \sqrt{[(N_e - 1) s_e^2 + (N_c - 1) s_c^2 / N_e + N_c - 2]}$$

Y J el factor de corrección:

$$J = 1 - 3 / [4(N_e + N_c - 2) - 1]$$

La varianza del índice, v_d , se calcula como:

$$v_d = (N_e + N_c) / N_e \cdot N_c + d^2 / 2(N_e + N_c)$$

La interpretación de su magnitud resulta menos intuitiva que la de otros índices, por lo que se suelen tomar los puntos de referencia de Cohen para determinar la magnitud del efecto: $|d| = 0.2 \rightarrow$ poco efecto; $|d| = 0.5 \rightarrow$ efecto moderado; $|d| = 0.8 \rightarrow$ efecto marcado. Aunque en estudios del ámbito de la ecología, el tamaño de efecto más habitual encontrado es $|d| = 0.63$ (0.48 – 0.78).

Cociente de respuesta o response ratio, $\ln R$

Es una alternativa al uso del índice de Hedges, ya que también se utiliza para comparar medias entre dos grupos. Para calcularlo, sólo se necesitan las medias (X_e , X_c) de ambos grupos, aunque para el cálculo de su varianza, $v_{\ln R}$, también necesitaremos la desviación estándar (s_e , s_c) y el tamaño muestral de ambos grupos (N_e , N_c):

$$\ln R = \ln (X_e / X_c) = \ln (X_e) - \ln (X_c)$$

$$v_{\ln R} = (s_e)^2 / N_e (X_e)^2 + (s_c)^2 / N_c (X_c)^2$$

La magnitud del efecto es fácil de interpretar ya que se expresa como el porcentaje de cambio entre grupos. Para ello, aplicaremos la fórmula:

$$R = \exp (\ln R)$$

Sin embargo, no se puede utilizar si los tamaños de muestra son pequeños ni si alguna de las medias es igual o está próxima a cero. También debemos ser cautos si tenemos medias que mezclan valores positivos y negativos, en este caso, hay que aplicar la siguiente fórmula en el grupo control, y su resultado debe ser mayor que 3 para poder utilizar este índice:

$$[\sqrt{(N_c)}] \times X_c / SD_c > 3$$

Nota: Cuando en las publicaciones no se proporciona la desviación estándar (SD), pero si el error estándar (SE) y el tamaño muestral (N), podemos emplear la siguiente fórmula para calcularla:

$$SD = SE \sqrt{N}$$

La *Rate Difference* (RD), *Risk Ratio* (RR) y *Odds Ratio* (OR) son los tres índices disponibles para calcular el tamaño de efecto entre dos grupos cuando la variable respuesta es categórica. Se trata de tres índices muy similares, y el uso de uno u otro dependerá más de preferencias a la hora de interpretar los resultados que de razones matemáticas. Los tres se basan en el cálculo de la proporción de individuos que responden al tratamiento frente a los que no.

	Tratamiento	Control
Respuesta	A	B
No respuesta	C	D
Total	$N_1 = A + C$	$N_2 = B + D$

Rate Difference (RD)

Primero calcularemos la tasa de respuesta, P_1 y P_2 :

$$P_1 = A / N_1; P_2 = B / N_2$$

$$RD = P_1 - P_2 \quad \text{y} \quad v_{RD} = [P_1(1 - P_1)] / N_1 + [P_2(1 - P_2)] / N_2$$

Risk Ratio (RR)

Suele utilizarse el $\ln RR$.

$$RR = P_1 / P_2$$

$$v_{\ln RR} = [(1 - P_1) / N_1 P_1] + [(1 - P_2) / N_2 P_2]$$

Odds Ratio (OR)

Suele utilizarse el $\ln OR$

$$OR = [A / C] / [B / D] = AD / BC$$

$$v_{\ln OR} = 1 / A + 1 / B + 1 / C + 1 / D$$

Índice de correlación de Pearson, r

Se utiliza cuando queremos ver la relación entre dos variables continuas. Toma valores desde -1 , si existe una total correlación negativa entre las variables, hasta $+1$ si existe una completa correlación positiva, pasando por 0 que indica ausencia de correlación.

Cuando r se acerca a ± 1 su distribución se vuelve muy sesgada. Por este motivo, en lugar de utilizar r directamente, se suele transformar en el estadístico z mediante la transformación de Fisher, cuya distribución presenta mejores cualidades para el cálculo estadístico:

$$z = 1/2 \ln[(1 + r) / (1 - r)]$$

Y su varianza, la cual depende sólo del tamaño del tamaño muestral:

$$v_z = 1 / (n - 3)$$

La fórmula para revertir la transformación de la Z de Fisher al coeficiente r es:

$$r = e^{2z} - 1 / e^{2z} + 1$$

Los coeficientes de correlación son uno de los tamaños del efecto más utilizados en etología, ecología y biología evolutiva ya que son fáciles de interpretar. Según la regla de Cohen, $|r| = 0.10$ se considera que existe una correlación leve entre las variables; $|r| = 0.25$ indica una magnitud en la correlación media; y $|r| = 0.40$ se considera que la correlación es fuerte. Sin embargo, en ecología el valor de r más frecuente encontrado es de 0.19 .

Otra razón de la popularidad del uso de coeficientes de correlación en estudios ecológicos es que existen fórmulas para transformar algunos de los estadísticos más habituales como Z , F , t de Student o χ^2 en coeficientes de correlación, lo que permitirá la inclusión de un mayor número de estudios en nuestro análisis.

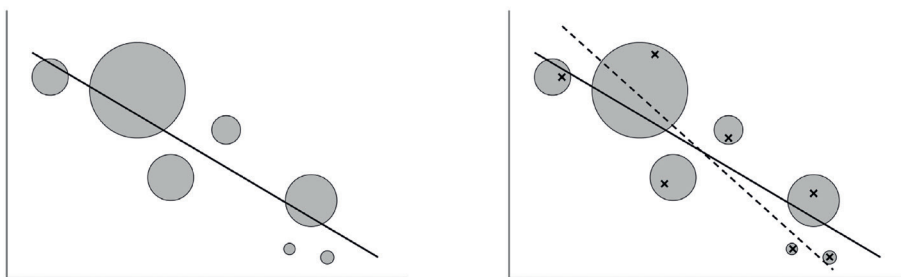


Figura 3. El esquema de la izquierda muestra el ajuste de una recta de regresión a una serie de estudios sin considerar la precisión de estos; por el contrario, en el esquema de la derecha, se muestra el reajuste de la línea esta vez atribuyendo un mayor peso o influencia a los estudios más precisos (menor área). En el hipotético caso de que el valor real fuesen las cruces (x), vemos como el ajuste de la derecha se aproximaría mucho mejor a los valores reales.

un peso igual al inverso de la varianza de sus muestras (Borestein *et al.*, 2009). La razón es que esto permite ponderar cada estudio según su precisión, atribuyéndole un mayor peso a aquellos estudios que tengan más precisión (menos varianza, mayor tamaño muestral...) (**Figura 3**).

La mayoría de los metaanálisis se basan en dos tipos de modelos principalmente: los modelos de efecto fijo (*fixed-effect*) y los de efectos aleatorios (*random-effects*).

En el modelo de efecto fijo, asumimos que el mismo tamaño de efecto subyace bajo todos los estudios incluidos en el metaanálisis, es el llamado efecto fijo o efecto verdadero, y que, por tanto, las diferencias encontradas entre los tamaños de efecto observados en cada estudio se deben al error de muestreo (**Figura 4a**) (Borestein *et al.*, 2009). En el ámbito de la etología, ecología y la biología evolutiva esta circunstancia es muy difícil que ocurra, ya que implica que todos los factores que pudieran estar influyendo sobre el tamaño de efecto son iguales en todos los estudios.

Puesto que todos los estudios comparten el mismo efecto verdadero (θ) entonces las diferencias encontradas entre los efectos observado (Y), se deberán al error de muestreo (ε):

$$Y_i = \theta + \varepsilon_i$$

Aunque el error de cada estudio sea aleatorio, podemos estimar la distribución de este error para el tamaño de efecto de cada estudio basándonos en la varianza y el tamaño muestral de cada uno de ellos.

Así, como hemos visto, para dotar de la mayor precisión posible al modelo, a la media utilizada se le asigna un peso en el análisis (W_i) inversamente proporcional a la varianza del efecto observado (V_{Y_i}):

$$W_i = 1 / V_{Y_i}$$

Así pues, la media ponderada (M) será el sumatorio de los efectos observados multiplicados por su peso y divididos por el sumatorio de dichos pesos:

$$M = \frac{\sum_{i=1}^k W_i Y_i}{\sum_{i=1}^k W_i}$$

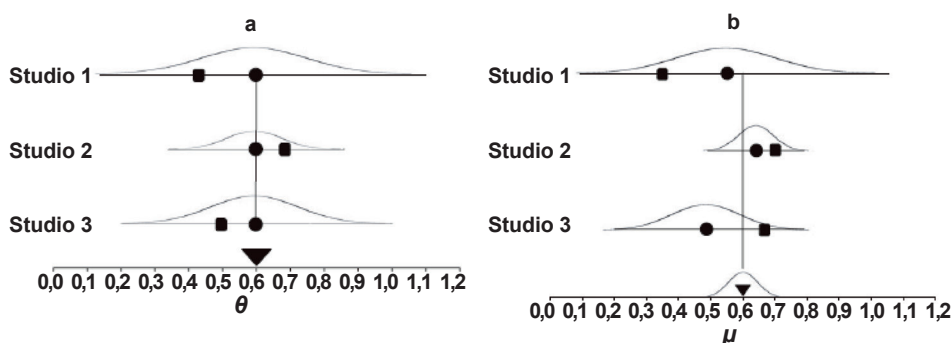


Figura 4. La figura a representa un modelo de efectos fijos donde todos los estudios tienen el mismo efecto verdadero θ (●), y cuyos efectos observados Y (■) se alejan del verdadero sólo según el error de muestreo. Por el contrario, en la figura b vemos como los estudios no comparten un efecto verdadero común θ , sino un conjunto de valores distribuidos según la curva de normalidad ajustada al conjunto de efectos μ (▼) (Borestein *et al.*, 2009).

La varianza de la media (V_M) se estimará como:

$$V_M = 1 / \sum_{i=1}^k W_i$$

El error estándar estimado (SE_M) será:

$$SE_M = \sqrt{V_M}$$

Y el intervalo de confianza (CI):

$$CI = M \pm 1.96 \times SE_M$$

Por último, el valor Z para testar la hipótesis nula de que la influencia del efecto fijo o verdadero θ es nula, se calcula:

$$Z = M / SE_M$$

Resumiendo, si optamos por utilizar un modelo fijo estamos asumiendo que todos los estudios de nuestro análisis comparten un efecto verdadero común, el efecto general será la estimación de este efecto fijo o verdadero, y la hipótesis nula (H_0) del modelo afirmará que el efecto fijo o verdadero es nulo.

En contraposición, el modelo de efectos aleatorios plantea que el efecto verdadero puede variar entre los diferentes estudios en función de las características de cada uno de ellos; por ejemplo, porque estén basados en distintas especies, o en individuos de diferente sexo o edad, o han sido realizados en diferentes regiones bioclimáticas... Por lo tanto, no se puede hablar de un tamaño de efecto verdadero subyacente a todos los estudios, si no de una serie de efectos verdaderos o *random-effects* (μ) distribuidos aleatoriamente según la curva de normalidad (Figura 4b) (Borestein *et al.*, 2009).

Así pues, dado que los estudios no comparten un efecto fijo verdadero, en este caso la diferencia entre la media general (μ) y el efecto observado (Y) estará determinada no solo por el error de muestreo, sino también por las diferencias entre los efectos verdaderos (ζ_i). Por lo tanto, el efecto observado de cada estudio (Y_i) vendrá determinado por la media global de efectos verda-

deros aleatorios (μ), la desviación de su propio efecto verdadero respecto a dicha media global (ζ_i), y la desviación del efecto observado de cada estudio respecto a su propio efecto verdadero (ε_i). Esto es:

$$Y_i = \mu + \zeta_i + \varepsilon_i$$

Por lo tanto para predecir cuanto difiere el efecto observado respecto de la media global en cada estudio, tenemos que considerar la varianza tanto de ζ_i como de ε_i . La distancia entre la media global de efectos verdaderos (μ) y el efecto verdadero de cada uno de los estudios (θ_i) depende de la desviación de la distribución del conjunto de efectos verdaderos entre los estudios (τ), aunque se suele utilizar más su varianza (τ^2).

En un metaanálisis, nuestro objetivo es, a partir del efecto observado en cada estudio (Y_i), estimar la media general de efectos verdaderos (μ). De nuevo, para obtener la estimación más precisa, en el modelo utilizaremos la media ponderada, siendo el peso asignado el inverso de la varianza de cada efecto observado.

Sin embargo en los modelos de efectos aleatorios, además de la varianza de los estudios también hay que considerar la varianza entre los estudios (τ^2), ya que en este modelo la varianza total será la suma de la varianza dentro de los estudios más la varianza entre los estudios (Borenstein *et al.*, 2009). Para saber más acerca de cómo calcular τ^2 consulta el **Cuadro 3**.

Como hemos dicho, también en el modelo de efectos aleatorios cada estudio es ponderado por el inverso de su varianza. Pero la diferencia es que, ahora, la varianza de los observados (V_{Y_i}) debe incluir la varianza entre estudios T^2 , la estimación del parámetro τ^2

para cada observación. Así pues:

$$V_{Y_i^*} = V_{Y_i} + T^2$$

$$W_i^* = 1 / V_{Y_i^*}$$

La media ponderada (M^*) de nuevo será el sumatorio de los efectos observados multiplicados por su peso, y divididos por el sumatorio de dichos pesos:

$$M^* = (\sum_{i=1}^k W_i^* Y_i) / (\sum_{i=1}^k W_i^*)$$

La varianza de la media (V_M) se estimará como:

$$V_M = 1 / \sum_{i=1}^k W_i^*$$

El error estándar estimado (SE_M^*) será:

$$SE_M^* = \sqrt{V_M}$$

Y el intervalo de confianza (CI):

$$CI^* = M^* \pm 1.96 \times SE_M^*$$

Por último, el valor Z para testar la hipótesis nula de que la influencia de los efectos aleatorios μ es nula, se calcula:

$$Z^* = M^* / SE_M^*$$

En resumen, en el modelo de efectos aleatorios, además del error de muestreo intrínseco a cada estudio, asumimos otra fuente de variación atribuible a las diferencias entre los estudios. Esta fuente de variación se compone de una serie de factores que influyen de forma aleatoria sobre cada uno de los estudios y que pueden tener un fuerte impacto sobre nuestros resultados.

Por tanto, a la hora de elegir nuestro modelo, debemos fijarnos en las características de nuestro conjunto de

Cuadro 3. Cálculo de la varianza entre grupos τ^2 mediante el método de los momentos (Borestein *et al.*, 2009).

$$\tau^2 = (Q - df) / C$$

Donde

$$Q = \sum_{i=1}^k W_i Y_i^2 - \left(\sum_{i=1}^k W_i Y_i \right)^2 / \left(\sum_{i=1}^k W_i \right) \quad \text{y} \quad df = k - 1$$

Siendo k el número de estudios, y

$$C = \sum W_i - \left(\sum W_i^2 / \sum W_i \right)$$

estudios, sin perder de vista la pregunta a la que deseamos responder (Coggallay y Karadag, 2015). Aunque existen ciertos parámetros a calcular para ayudarnos en la elección del modelo, son muchos los autores que desaconsejan esta práctica (Borestein *et al.*, 2009; Koricheva *et al.*, 2013).

En general, podemos decir que los modelos de efecto fijo tienden a utilizarse cuando lo que se pretende es resumir los resultados de los estudios incluidos en el análisis, pero sin la intención de generalizar estos resultados a otros estudios o poblaciones (Gurevitch *et al.*, 2018). Son los primeros metaanálisis que se realizaron, sin embargo, en el campo de la etología, ecología y biología evolutiva apenas se utilizan. En nuestra área de estudio, es más frecuente el uso de modelos de efectos aleatorios, ya que su potencia de cálculo permite tener en cuenta variaciones entre los estudios que no vamos a ser capaces de cuantificar y, además, nos van a permitir generalizar los resultados obtenidos a un amplio grupo de estudios o poblaciones (Koricheva *et al.*, 2013).

Para información sobre algunas de las herramientas de computación disponibles para realizar estos análisis, consulta el **Cuadro 4**.

5. Interpretación de los resultados

El resultado del metaanálisis arroja información acerca de la magnitud del efecto analizado teniendo en cuenta la estima de distintos estudios, en distintos sistemas y condiciones; y si, en general, esta difiere significativamente de cero. Pero, además, también permite saber si el efecto estudiado es consistente a lo largo de todos los estudios incluidos, o si por el contrario algunos responden de forma significativamente distinta, es decir, permite evaluar la heterogeneidad de la respuesta (Molinero, 2002). De esta forma, también podemos averiguar si existe una influencia significativa por parte de otros factores modulando la respuesta frente al efecto analizado.

Representación gráfica de la magnitud del efecto estudiado: el *forest plot*

Si la elección del tamaño de efecto se ha hecho pensando en la naturaleza de nuestros datos y el sentido que le queramos dar a la pregunta formulada al principio del estudio, entonces la interpretación de los resultados será más sencilla.

El primer parámetro que debemos considerar para la interpretación de nuestros resultados es el tamaño de

Cuadro 4. Software para realizar metaanálisis.

OpenMee: software multiplataforma de código abierto que está especialmente indicado para metaanálisis de sobre temas ecológicos y evolutivos, <http://www.cebm.brown.edu/openmee/help.html>

RevMan 5: software diseñado para la preparación de protocolos y revisiones, permitiendo además hacer metaanálisis. La última versión es de 2014, y actualmente están trabajando en una versión web, <https://community.cochrane.org/help/tools-and-software/revman-5>

Phylometa: software que permite integrar filogenias dentro de un metaanálisis. Lo que hace es convertir la información filogenética en una matriz de correlación, http://lajeunesse.myweb.usf.edu/papers/phyloMeta_1_beta.zip

Software R: existen distintos paquetes en R que permiten realizar metaanálisis. Algunos de ellos son:

Paquete “metafor”: Muy completo, con muchas funciones para realizar todo tipo de metaanálisis y gráficos asociados. <https://cran.r-project.org/web/packages/metafor/metafor.pdf>. Algunas de sus funciones son:

escalc: esta función nos va a calcular el tamaño de efecto y la varianza del conjunto de estudios que hemos elegido.

rma: una vez tenemos el tamaño de efecto y la varianza, esta función nos permite realizar el metaanálisis mediante un modelo lineal.

Paquete “meta”: paquete de uso general, sencillo pero muy completo, <https://cran.r-project.org/web/packages/meta/meta.pdf>

Paquete “mixmeta”: permite realizar distintos tipos de metaanálisis, pero no sus gráficas, <https://cran.r-project.org/web/packages/mixmeta/mixmeta.pdf>

Paquete “metagear”: diseñado tanto para revisiones sistemáticas, extracción de datos y metaanálisis. Presenta un entorno gráfico, así como múltiples herramientas para extraer la información de los artículos, <https://cran.r-project.org/web/packages/metagear/metagear.pdf>

efecto global (*overall effect size*) como resultado del análisis ponderado de los tamaños de efecto de cada estudio; y comprobar si este es o no significativo (Botella y Gambara, 2006). Es decir, el primer paso es saber si la respuesta obtenida a través de los diferentes estudios está relacionada con el factor que nosotros planteábamos en nuestra pregunta de origen: por ejemplo, veremos si la edad de la hembra realmente influye sobre el tamaño de puesta, si

esta influencia es positiva o negativa y si resulta significativa o no.

La herramienta gráfica más utilizada para visualizar estos parámetros es el gráfico de defectos o *forest plot* (**Figura 5**) (Lortie *et al.*, 2013). El propósito principal de este tipo de diagrama es mostrar los tamaños de efecto y sus intervalos de confianza de todos los estudios, junto con el tamaño de efecto global calculado (Higgins y Green, 2011). Su diseño facilita mucho la

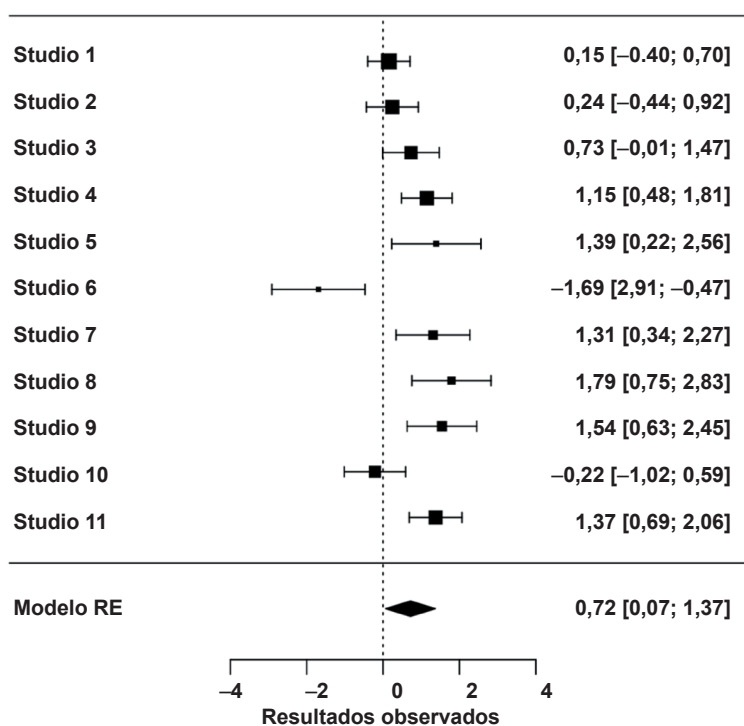


Figura 5. Ejemplo de un diagrama de efectos o *forest plot*. En él se encuentran representados los tamaños de efecto calculados para cada uno de los estudios (■) y sus intervalos de confianza, la precisión de los estudios incluidos según el tamaño del símbolo (mayor cuanto más preciso), y el tamaño de efecto global calculado por el modelo (♦) (Gurevitch *et al.*, 2018). El eje vertical corresponde a un tamaño de efecto nulo (Marín Martínez *et al.*, 2009); así pues, si el rombo cruza el eje vertical diremos que el efecto global no es significativo, mientras que si se aleja del eje vertical entonces concluiremos que el efecto estudiado a lo largo del metaanálisis es significativo, y en qué sentido.

comparación entre estudios o grupos de estudios. Además, de un solo vistazo permite saber qué estudios tendrán más peso en el análisis (menos varianza), así como la heterogeneidad de los estudios incluidos (cuáles se asemejan más al efecto global calculado por el modelo y cuales difieren), y si existen agrupaciones o subgrupos de estudios cuyo análisis en profundidad pueda resultar interesante (Bolaños y Calderon, 2014).

Heterogeneidad

El objetivo de una revisión sistemática no debe centrarse sólo en el cálculo y discusión del efecto global, también debe incluir la observación de patrones de los tamaños de efecto analizados. Esto es especialmente importante en áreas de estudio como la etología, ecología o la biología evolutiva, donde la heterogeneidad de las revisiones sistemáticas es grande (Koricheva *et al.*, 2013). Esto puede deberse a que

no son tantas las publicaciones disponibles, y lo habitual suele ser recopilar datos que corresponden a distintas especies, distintos hábitats, etc. Además, en algunas ocasiones, la realización del metaanálisis tiene como uno de los objetivos principales precisamente el estudio de las potenciales fuentes de variación en la respuesta debida al efecto de otros factores externos (Gurevitch *et al.*, 2018). Esta es la razón por la que el uso casi exclusivo de los modelos de efectos aleatorios cobra sentido.

La heterogeneidad estadística existe cuando el efecto verdadero difiere entre los estudios incluidos en el análisis, y será considerada significativa cuando estas diferencias sean mayores a las esperadas por azar (Higgins y Thompson, 2002). Una forma frecuente de estimar la heterogeneidad de un análisis es mediante el test de Cochran's o test de la Q (Hardy y Thompson, 1998; Borenstein, 2003).

$$Q = \sum_{i=1}^k W_i Y_i^2 - \left(\sum_{i=1}^k W_i Y_i \right)^2 / \left(\sum_{i=1}^k W_i \right)$$

Sin embargo, este estadístico presenta el inconveniente de que su potencia está condicionada al número de estudios incluidos en el metaanálisis, siendo muy baja cuando hay pocos estudios en el análisis y demasiado alta cuando el número de estudios analizados aumenta (Higgins *et al.*, 2003). Por esta razón, se recomienda como método alternativo el cálculo de la inconsistencia (I^2).

La inconsistencia describe el porcentaje de la variación total encontrada a lo largo de los estudios que es debida a la heterogeneidad (Borenstein *et al.*, 2009), es decir, al efecto de otros factores externos sobre cada estudio más que al azar.

$$I^2 = [Q - df] / Q \times 100$$

Toma valores desde 0 a 100 %, por lo que resulta más fácil de interpretar, además su cálculo no depende del tamaño de efecto utilizado por lo que puede ser comparada entre distintos metaanálisis. En general, como referencia, se ha establecido que valores de $I^2 = 25$ % indican que la varianza observada es baja; $I^2 = 50$ % se considera moderada; e $I^2 = 75$ % se considera alta (Higgins *et al.*, 2003). Si el valor de inconsistencia es alto podemos explorar las posibles causas, a través de análisis de subgrupos para determinar el efecto de posibles factores y moderadores implicados en el análisis (Borenstein *et al.*, 2009).

Análisis de subgrupos

Como ya hemos comentado, los moderadores pueden explicar parte de la heterogeneidad encontrada en el metaanálisis. Para evaluar el efecto de moderadores categóricos, realizaremos pruebas de comparativa entre las medias de los efectos entre los distintos subgrupos, conceptualmente similares a una *t* de Student o un ANOVA; mientras que si los moderadores son continuos, optaremos por una meta-regresión, cuya base estadística es la misma que la de la regresión, para evaluar la relación entre las covariables de interés y el tamaño de efecto. En el caso del metaanálisis, nos fijaremos en el test de la Z o el test de la Q para valorar el efecto de los moderadores (Cogaltay y Karadag, 2015).

La importancia de una covariable en el análisis se puede evaluar como la proporción de varianza explicada por dicha covariable. El índice R^2 se define como el cociente entre la varianza explicada y la varianza total, aunque al tratarse de un metaanálisis, la varianza a la que nos referimos será la varianza entre estudios T^2 (Borenstein *et al.*, 2009):

$$R^2 = T^2_{\text{explicada}} / T^2_{\text{total}}$$

Tanto el análisis de subgrupos como la meta-regresión, se ajustan mejor y cobran más sentido utilizando un modelo de efectos aleatorios. De todos modos, en general, la potencia estadística para detectar diferencias significativas entre los subgrupos o una relación estadísticamente significativa entre una covariable y el tamaño de efecto suele ser baja y, por lo tanto, estos resultados deben ser interpretados con precaución, ya que los efectos pequeños pasarán inadvertidos (Borenstein *et al.*, 2009). Además, debido a la complejidad matemática de su cálculo, no todos los programas son capaces de computar correctamente este tipo de análisis, y esta es otra limitación que debemos considerar a la hora de interpretar nuestros resultados (Koricheva *et al.*, 2013).

Verificación de la calidad del análisis

El primer paso para realizar un metaanálisis de calidad es que los estudios que lo integran deben ser los adecuados, es decir, una muestra precisa y representativa de la cuestión a estudiar. Al realizar un metaanálisis, uno de los problemas más frecuentes es el sesgo de publicación (*publication bias*), el cual se produce cuando el resultado arrojado por el conjunto de estudios incluidos en nuestro análisis difiere del resultado que habríamos obtenido si hubiésemos incluido todos los estudios relacionados con el tema a tratar (Rothstein *et al.*, 2005).

El método más sencillo y habitual para explorar un posible sesgo de publicación es hacer un gráfico de embudo (*funnel plot*) (Lortie *et al.*, 2013). Este gráfico representa en el eje X los efectos observados en cada estudio y en el eje Y una medida de precisión como el error estándar (**Figura 6**). Si no hay sesgo de publicación, la nube

de puntos debería adoptar una distribución de embudo con la parte estrecha formada por los estudios más precisos y la ancha por los menos precisos. Lo lógico es que por azar los estudios se sitúen a ambos lados del eje Y, dando lugar a un embudo simétrico (Bolaños y Calderon, 2014). Por el contrario, la falta de simetría en la base del embudo, nos indica que los estudios menos precisos significativos y no significativos, no se han incluido de forma paritaria en el metaanálisis.

Una de las razones por la que se produce el sesgo de publicación es porque la accesibilidad de los artículos condiciona su inclusión en un metaanálisis. Así pues, la antigüedad, el idioma de la publicación, y la presencia en bases de datos o popularidad de la revista en la que se publica, y/o la reputación del grupo de autores, son factores que condicionan su visibilidad en los motores de búsqueda y, por tanto, su inclusión en el metaanálisis (Jennions *et al.*, 2013). Aunque el factor más condicionante es que, en general, es más habitual publicar los resultados significativos que los no significativos (Cassey *et al.*, 2004), y, por tanto estos últimos, no van a estar accesibles para la extracción de datos. En general, los estudios menos precisos con resultados no significativos suelen ser desechados por los propios investigadores y nunca se publicarán, mientras que los estudios pocos precisos pero con resultados significativos, si suelen ser enviados a publicar aunque el efecto encontrado pueda deberse más al azar. Esto provocará una fuerte asimetría en la base del embudo del *funnel plot*.

Además, en el campo de la etología, ecología y la biología evolutiva se observa una diferencia de magnitud en el número de publicaciones encontradas según la cuestión o el objeto de estu-

dio, debido a la propia naturaleza de los trabajos (Jennions *et al.*, 2013). Por ejemplo, un estudio realizado en grandes primates con un tamaño muestral reducido y unos resultados no significativos se publicará con más facilidad, y será más accesible y difundido, que un estudio realizado en ratones o insectos con un elevado tamaño muestral y resultados significativos.

Una posible solución para evitar incurrir en un sesgo de publicación en nuestro análisis es la inclusión de la conocida como “literatura gris” en el estudio. La literatura científica gris incluye boletines, informes técnicos, tesis, comunicaciones a congresos...; es decir, todos los formatos elaborados con criterios rigurosos pero que se encuentran fuera de las editoriales comerciales (Sánchez–Meca, 2010). La inclusión de estas fuentes de información puede aumentar considerablemente la dificultad y el esfuerzo en la extracción de datos. Sin embargo, se debe recurrir a ellas sobre todo, si hemos detectado un sesgo de publicación en nuestro metaanálisis (Koricheva *et al.*, 2013).

Por último, debemos realizar un análisis de sensibilidad para estudiar la influencia de cada uno de los estudios en la estimación global del efecto y, por tanto, la robustez de nuestras conclusiones (Botella y Gambara, 2006). El método más sencillo es evaluar la respuesta del análisis frente a los cambios (Gisbert y Bonfill, 2003), como por ejemplo, la exclusión de algunos estudios (los menos precisos, los que muestren efectos más dispares, los más precisos, etc.). Si a pesar de estas modificaciones, el resultado obtenido sigue siendo en esencia el mismo, concluiremos que nuestros resultados son robustos.

Conclusiones

El creciente número de publicaciones surgidas cada año desde todos los rincones del mundo, junto con la mejora de los programas de computación para los cálculos estadísticos, ha motivado el auge del uso del metaanálisis en el campo de la etología, ecología y la biología evolutiva. Esta técnica, nacida en el ámbito de la clínica y las ciencias sociales, ofrece multitud de ventajas a nuestra área, ya que nos permite combinar y sintetizar de forma rigurosa los resultados procedentes de estudios realizados en diferentes ecosistemas, regiones, especies, etc., con metodologías y/o enfoques distintos (estudios manipulativos, observacionales...). De esta forma, el metaanálisis nos permite, desde la comprobación de teorías y reglas universalmente aceptadas, hasta dirimir controversias sobre un determinado tema, pasando por el estudio a nivel global de fenómenos cuya logística resultaría inviable con los estudios tradicionales.

Suele decirse que “hacer un metaanálisis es fácil, mientras que hacer un buen metaanálisis es muy complicado”. Como hemos visto a lo largo del artículo, son muchos los factores que deben tenerse en cuenta tanto para el diseño como durante la ejecución del análisis. Una visión clara de nuestros objetivos, la buena y exhaustiva planificación del análisis en cada etapa, así como la ejecución metódica y rigurosa de cada uno de los pasos a seguir, son las claves para una realización correcta y exitosa de un metaanálisis.

Agradecimientos

Me gustaría expresar mi agradecimiento a Juan Soler por la oportunidad que me ha brindado de escribir este artículo.

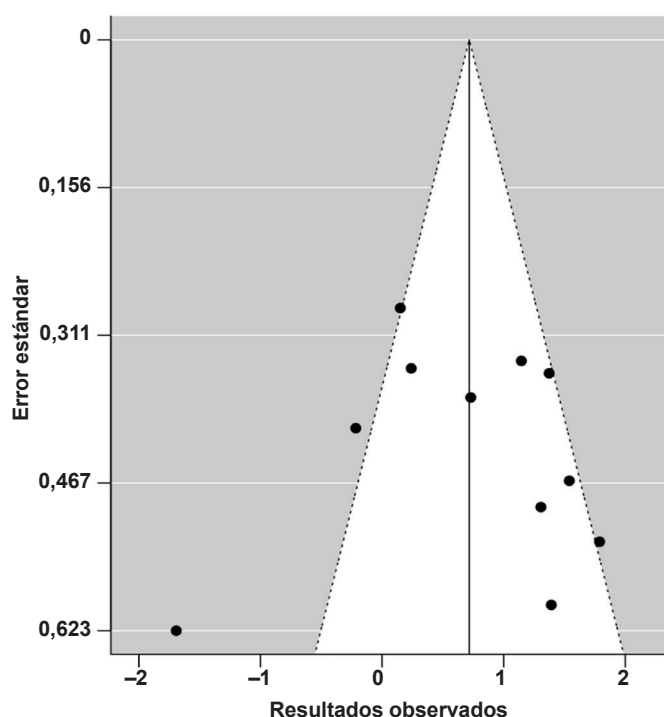


Figura 6. Ejemplo de un gráfico de embudo o *funnel plot* asimétrico, es decir, un ejemplo de sesgo de publicación evidente.

lo, y a Juan Diego Ibáñez-Álamo por la confianza depositada en mí. Ha sido un honor para mí llevar a cabo esta tarea. Este artículo está dedicado a la memoria de mi abuelo Jerónimo Herrera, que nos dejó el pasado 1 de marzo tras 99 años de larga y feliz vida pero, afortunadamente, acompañado por los suyos y sin saber de la crisis que iba a sacudirnos unos pocos días después.

Referencias

- Bolaños, R., Calderón, M., 2014. Introducción al meta-análisis tradicional. *Sociedad de Gastroenterología del Perú*, **34**: 45–51.
- Borenstein, M. (Ed.), 2009. *Introduction to meta-analysis*. John Wiley & Sons, Chichester, U.K.
- Botella, J., Sánchez-Meca, J., 2015. *Meta-análisis en ciencias sociales y de la salud*. SINTESIS, Madrid, España.
- Botella, J., Gamba, H., 2006. Doing and reporting a meta-analysis. *International Journal of Clinical and Health Psychology*, **6**: 425–440.
- Botella, J., Zamora, Á., 2017. El meta-análisis: una metodología para la investigación en educación. *Educación XXI*, **20**: 17–38. <https://doi.org/10.5944/educxx1.19030>
- Cassey, P., J. G. Ewen, T. M. Blackburn, and A. P. Møller. 2004. A survey of publication bias within evolutionary ecology. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, **271**: S415–S454.
- Çoğaltay, N., Karadağ, E., 2015. Introduction

- to Meta-Analysis. En: *Leadership and Organizational Outcomes*: 273 (E. Karadağ, Ed.). Springer International Publishing, Switzerland, https://doi.org/10.1007/978-3-319-14908-0_2
- Ferreira González, I., Urrútia, G., Alonso-Coello, P., 2011. Revisiones sistemáticas y metaanálisis: bases conceptuales e interpretación. *Revista Española de Cardiología*, **64**: 688–696. <https://doi.org/10.1016/j.recresp.2011.03.029>
- Gisbert, J. P., Bonfill, X., 2004. ¿Cómo realizar, evaluar y utilizar revisiones sistemáticas y metaanálisis? *Gastroenterología y Hepatología*, **27**: 129–149.
- Glass, G. V., 1976. Primary, Secondary, and Meta-Analysis of Research. *Educational Researcher*, **5**: 3–8. <https://doi.org/10.3102/0013189X005010003>
- Gurevitch, J., Koricheva, J., Nakagawa, S., Stewart, G., 2018. Meta-analysis and the science of research synthesis. *Nature*, **555**: 175–182. <https://doi.org/10.1038/nature25753>
- Hardy, R. J., Thompson, S. G., 1998. Detecting and describing heterogeneity in meta-analysis. *Statistics in Medicine*, **17**: 841–856.
- Hedges, L. V., Olkin, I., 1985. *Statistical Methods for Meta-Analysis*. Academic Press, INC., Orlando, Florida.
- Higgins, J. P. T., Green, S. (Eds.), 2011. *Cochrane Handbook for Systematic Reviews of Interventions*, Version 5.1.0. The Cochrane Collaboration. <http://handbook.cochrane.org>.
- Higgins, J. P. T., Thompson, S. G., 2002. Quantifying heterogeneity in a meta-analysis. *Statistics in Medicine*, **21**: 1539–1558, <https://doi.org/10.1002/sim.1186>
- Higgins, J. P. T., Thompson, S. G., Deeks, J. J., Altman, D. G., 2003. Measuring inconsistency in meta-analyses. *BMJ*, **327**: 557–560. <https://doi.org/10.1136/bmj.327.7414.557>
- Hillebrand, H., 2004. On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist*, **163**(2): 192–211.
- Jarvinen, A., 1991. A meta-analytic study of the effects of female age on laying-date and clutch-size in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Ibis*, **133**: 62–67. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1991.tb04811.x>
- Jennions, M. D., Kahn, A. T., Kelly, C. D., Kokko, H., 2012. Meta-analysis and sexual selection: past studies and future possibilities. *Evolutionary Ecology*, **26**: 1119–1151.
- Jennions, M., Lortie, C., Rosenberg, S., Rothstein, H. 2013. Publication and Related Biases. En: *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution* (J. Koricheva, J. Gurevitch, K. Mengersen, Eds.). Princeton University Press, Princeton.
- Koricheva, J., Gurevitch, J., Mengersen, K. (Eds.), 2013. *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Liberati, A., Altman, D. G., Tetzlaff, J., Mulrow, C., Gotzsche, P. C., Ioannidis, J. P. A., Clarke, M., Devereaux, P. J., Kleijnen, J., Moher, D., 2009. The PRISMA statement for reporting systematic reviews and meta-analyses of studies that evaluate healthcare interventions: explanation and elaboration. *BMJ*, **339**: b2700. <https://doi.org/10.1136/bmj.b2700>
- Lortie, C. J., Lau, J., Lajeunesse, M. J., 2013. Graphical Presentation of Results. En: *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution* (J. Koricheva, J. Gurevitch, K. Mengersen, Eds.). Princeton University Press, Princeton.
- Marín Martínez, F., Sánchez Meca, J., López López, J. A., 2009. El metaanálisis en el ámbito de las Ciencias de la Salud: una metodología imprescindible para la eficiente acumulación del conocimiento. *Fisioterapia*, **31**: 107–114. <https://doi.org/10.1016/j.ft.2009.02.002>
- Mengersen, K., MacNeil, M. A., Caley, M. J., 2013. The potential for meta-analysis to support decision analysis in ecology. *Research Synthesis Methods*, **6**: 111–121.
- Mengersen, K., Schmid, C., Jennions, M., Gurevitch, J., 2013. Statistical Models and Approaches to Inference. En: *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution* (J. Koricheva, J. Gurevitch, K. Mengersen, Eds.). Princeton University Press, Princeton.

- Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., Altman, D. G., The PRISMA Group, 2009. Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses: The PRISMA Statement. *Plos Med*, **6(7)**: e1000097.
- Molinero, L. M., 2002. Interpretación, utilidad y limitaciones del metaanálisis. *Gastroenterología y Hepatología Continua*, **1**: 1–10.
- Parnes, C., Yohe, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**: 37–42 (2003).
- Rosenberg, M., Rothstein, H., Gurevitch, J. 2013. Effect Sizes: Conventional Choices and Calculations. En: *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution* (J. Koricheva, J. Gurevitch, K. Mengersen, Eds.). Princeton University Press, Princeton.
- Rothstein, H. R., Sutton, A., Borenstein, M. (Eds.), 2005. *Publication Bias in Meta-analysis*. John Wiley, Chichester, UK.
- Sánchez-Meca, J., 2010. Cómo realizar una revisión sistemática y un meta-análisis. *Aula Abierta*, **38**: 53–64.
- Sánchez-Meca, J., Botella, J., 2010. Revisiones sistemáticas y meta-análisis: herramientas para la práctica profesional. *Papeles del Psicólogo*, **31**: 7–17.
- Sousa, M. R., Ribeiro, A. L. P., 2009. Revisión Sistemática y Metaanálisis de Estudios de Diagnóstico y Pronóstico: una Guía. *Arquivos Brasileiros de Cardiologia*, **92**: 235–245.
- Stewart, G., 2010. Meta-analysis in applied ecology. *Biology Letters*, **6**: 78–81. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0546>
- Stewart, G., Côté, I., Rothstein, H., Curtis, P., 2013. First Steps in Beginning a Meta-analysis. En: *Handbook of meta-analysis in ecology and evolution* (J. Koricheva, J. Gurevitch, K. Mengersen, Eds.). Princeton University Press, Princeton.

Con el patrocinio de:



VOLVIENDO A LOS CLÁSICOS

Selección sexual después del apareamiento (y de la fecundación): recordando la hipótesis de la inversión diferencial

José Javier Cuervo

Departamento de Ecología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid

E-mail: jjcuervo@mncn.csic.es

Resumen

La elección de pareja es uno de los mecanismos fundamentales de la selección sexual, pero parece existir cierta confusión sobre qué es y qué incluye ese término. Aquí hago un breve repaso de cómo el concepto de elección de pareja ha cambiado a lo largo del tiempo, haciendo especial hincapié en la hipótesis de la inversión diferencial. Actualmente se considera que la elección de pareja engloba todos los procesos que dan lugar a selección intersexual, incluyendo la elección críptica de la hembra y la inversión diferencial. La elección de pareja, y por tanto la selección sexual, puede seguir operando no solo después del apareamiento, sino también después de la fecundación.

Palabras clave: efectos parentales, elección críptica de pareja, inversión diferencial, selección intersexual, selección intrasexual

Por qué hablar de la selección sexual después del apareamiento

Recientemente enviamos a una prestigiosa revista de comportamiento animal un manuscrito que consideraba la construcción de los nidos por los machos de aves paseriformes como un carácter que en parte ha sido seleccionado sexualmente. Para nuestra sorpresa, el comentario de uno de los revisores fue el siguiente: "Creo que el argumento de que la ayuda de los machos en la construcción del nido podría ser un carácter seleccionado

sexualmente no tiene una base sólida. La construcción del nido tiene lugar después de la elección de pareja en vez de precederla. Por lo tanto, macho y hembra ya estarán emparejados cuando se construya el nido, y si la participación en la construcción del nido estuviese seleccionada, tendría que ser en los siguientes intentos reproductivos, cuando la hembra hubiese calibrado el papel del macho en la construcción. Si ya estuviesen emparejados, para que la construcción del nido influyera en la decisión de qué pareja elegir, la hembra tendría que saber con antelación si el macho

va a contribuir a la construcción y en qué medida. Además, en especies socialmente monógamas, una vez que macho y hembra están emparejados, ya no puede haber ninguna selección sobre cuánto construye el macho, ni siquiera cuando la eficacia biológica depende de la construcción por parte del macho". Por supuesto, lo decía en inglés, pero me he tomado la libertad de traducirlo. Aunque el revisor hablaba expresamente de selección sexual después del emparejamiento (las aves paseriformes son en general socialmente monógamas), argumentos similares se han usado en ocasiones para la selección sexual después del apareamiento (o cópula), que ocurre a la vez o después del emparejamiento. Que un investigador, probablemente experto en comportamiento animal, diga que después del emparejamiento (o del apareamiento) ya no puede actuar la selección sexual, significa que se están empezando a olvidar conceptos básicos de este tipo de selección que hay que volver a recordar. Para entender las posibles razones de la confusión y aclarar qué es (y qué incluye) la selección sexual, lo mejor es que repasemos cómo ha cambiado el concepto a lo largo del tiempo y empecemos por los orígenes, por lo que dijo el mismísimo Charles Darwin.

Charles Darwin y la selección en relación al sexo

El libro "El origen del hombre y la selección en relación al sexo" (Darwin, 1871) se considera la piedra fundacional del concepto de selección sexual, aunque en realidad ya había sido propuesto en la obra "El origen de las especies por medio de la selección natural" (Darwin, 1859). Darwin definió la

selección sexual como "la ventaja que algunos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie exclusivamente respecto a la reproducción", aunque al examinar el contexto de esta frase queda claro que en realidad se refería a la ventaja respecto al apareamiento, por lo que una definición más acorde con las ideas de Darwin sería que "la selección sexual surge de las diferencias en éxito reproductivo causadas por la competencia por los apareamientos" (Andersson, 1994). Al proponer el concepto de selección sexual, Darwin estaba intentando explicar la existencia de ciertos rasgos (llamados caracteres sexuales secundarios) que aparentemente la selección natural no podía explicar, como por ejemplo la impresionante cola del pavo real. Según Darwin, la selección sexual no depende de la lucha por la supervivencia, sino de la lucha entre machos por la posesión de las hembras. Es decir, la selección sexual surge de las diferencias en el éxito de apareamiento, mientras que la selección natural se debe a la variación entre individuos en el resto de componentes de la eficacia biológica. Darwin propuso que la selección sexual no solo podía estar mediada por la lucha entre machos por acceder a las hembras, sino también por la elección por parte de las hembras de machos atractivos, aunque era consciente de que en algunas especies había una inversión de roles sexuales. Quedaron, por tanto, perfectamente definidos los dos mecanismos con los que opera la selección sexual: luchas entre individuos del mismo sexo (selección intra-sexual) y elección de pareja (selección intersexual) (**Tabla 1**). No hay duda de que Darwin hablaba exclusivamente del éxito de apareamiento a la hora de explicar la selección sexual. ¿Te-

nía entonces razón el revisor de nuestro manuscrito al afirmar que una vez que se produce el emparejamiento (o el apareamiento) ya no hay margen para que opere la selección sexual? Lo cierto es que el asombroso trabajo de Darwin tenía una pequeña laguna, porque no fue consciente de que tanto las luchas entre individuos del mismo sexo como la elección de pareja pueden seguir ocurriendo después del apareamiento.

Competencia espermática y elección críptica de pareja

No fue hasta un siglo después de las publicaciones de Darwin cuando se propuso que la selección sexual podía operar después del apareamiento. Las hembras a veces copulan con más de un macho durante el periodo fértil y la probabilidad de fecundación por parte de esos machos puede no ser aleatoria. Geoff Parker (1970), el primero en plantear esta idea, definió la competencia espermática como “la competencia entre el esperma de dos o más machos por la fecundación de los huevos de una hembra”. El concepto se restringe actualmente a casos en los que hay una acción directa por parte de un macho o de su semen sobre el esperma de otros machos. Ejemplos de tales acciones serían la sobreproducción de esperma, que aumentaría las probabilidades de fecundación respecto a machos con menor producción, o la extracción del esperma de machos rivales del tracto genital de la hembra (Parker y Pizzari, 2010). La competencia espermática sería el equivalente a las batallas entre machos para acceder a las hembras, pero es una competencia que ocurre durante o después del apareamiento (**Tabla 1**). Fue unos

años después cuando Randy Thornhill (1983) propuso que la selección intersexual también podía ocurrir después del apareamiento, ya que la hembra puede manipular la probabilidad de que los distintos machos con los que ha copulado fecunden sus huevos. Si esa manipulación está asociada con algún rasgo de los machos, puede dar lugar a selección intersexual, equivalente a la elección de machos para aparearse, pero teniendo lugar después de la cópula (**Tabla 1**). Este proceso, al que Thornhill denominó “elección críptica de la hembra”, se considera un componente importante de la selección sexual en muchas especies (Eberhard, 1996), existiendo una gran variedad de mecanismos postcopulatorios controlados por las hembras (tanto morfológicos, comportamentales o fisiológicos) que pueden propiciar que el esperma de determinados machos, y no el de otros, fecunde sus huevos (Firman *et al.*, 2017). Por tanto, queda claro que la selección sexual puede seguir actuando entre el apareamiento y la fecundación. ¿Quiere eso decir que ya no puede actuar después de la fecundación? Aquí es donde entra en escena la hipótesis de la inversión diferencial.

Nancy Burley y la hipótesis de la inversión diferencial

Solo tres años después de que el concepto de elección críptica de la hembra viese la luz, Nancy Burley (1986) publicó un estudio en el que proponía la hipótesis de la inversión diferencial para explicar la evolución de lo que ella llamó “rasgos estéticos”, que son los caracteres sexuales secundarios ligados a la elección de pareja, es decir, a la selección intersexual. Según esta hipótesis,

Tabla 1. Denominación original de los distintos mecanismos de la selección sexual (tanto intrasexual como intersexual) dependiendo de si ocurren antes del apareamiento, después del apareamiento o después de la fecundación. Se indica en cada caso el autor y el año de la publicación que postuló cada mecanismo. Aunque Darwin habló principalmente de luchas entre machos y elección por parte de las hembras, también describió casos de inversión de roles sexuales. Para una revisión de mecanismos de selección sexual en hembras, incluyendo competencia entre óvulos y elección críptica del macho, ver Hare y Simmons (2019). La elección de pareja engloba todos los procesos que dan lugar a selección intersexual, incluyendo la elección críptica de la hembra y la inversión diferencial. La inversión diferencial se puede considerar un tipo de elección críptica, tanto de machos como de hembras, y puede ocurrir también antes de la fecundación. No se ha descrito selección intrasexual después de la fecundación.

	Antes del apareamiento	Después del apareamiento	Después de la fecundación
Selección intrasexual	Luchas entre machos por acceso a las hembras (Darwin, 1859, 1871)	Competencia espermática (Parker 1970)	
Selección intersexual (elección de pareja)	Elección de pareja por parte de las hembras (Darwin, 1859, 1871)	Elección críptica de la hembra (Thornhill 1983)	Inversión diferencial (Burley, 1986, 1988)

los organismos incrementan su eficacia biológica administrando de manera estratégica la inversión parental según el atractivo de su pareja. Por ejemplo, a los individuos emparejados con miembros atractivos del sexo opuesto les será beneficioso incrementar el esfuerzo parental más allá de lo que es típico para cada individuo, ya que así aumentarán la probabilidad de mantener el vínculo con su pareja. Ese esfuerzo parental típico de cada individuo vendrá a su vez determinado por su calidad fenotípica y otras características como el sexo o la edad. El estudio se llevó a cabo con el diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*), una especie de ave socialmente monógama en la que ambos progenitores cuidan de las crías (**Figura 1**). La

manipulación experimental del atractivo se realizó colocando anillas de colores en las patas, ya que las anillas rojas aumentaban el atractivo de los machos y las verdes lo disminuían. En el caso de las hembras, sin embargo, eran las anillas negras las que incrementaban su atractivo y las azules las que lo reducían. Como esta manipulación no afectaba directamente a la supervivencia o al éxito reproductivo, ya que el estudio se realizó en cautividad, se asumió que los efectos encontrados se debían a una inversión parental diferencial que dependía del atractivo de la pareja. La hipótesis predice que los individuos atractivos tendrán un mayor éxito reproductivo y una mayor longevidad, porque al tener parejas que aumentan su inversión parental, esos



Figura 1. Hembra (en el centro) y machos de diamante mandarín (*Taeniopygia guttata*), la especie de ave con la que trabajó Nancy Burley para proponer y demostrar la hipótesis de la inversión diferencial. Es una especie socialmente monógama que se reproduce fácilmente en cautividad. Burley manipuló el atractivo sexual, tanto de machos como de hembras, colocando anillas de colores en las patas, aunque estudios recientes ponen en duda que las anillas de colores tengan efecto sobre el atractivo o la eficacia biológica en esta especie (Wang *et al.*, 2018). Otros estudios sugieren, además, que en el diamante mandarín no se produce inversión diferencial positiva (Wang *et al.*, 2017), lo que es paradójico dada la importancia de esta especie en el origen de la hipótesis. Foto reproducida con permiso de Wolfgang Forstmeier (Instituto Max Planck de Ornitología).

individuos atractivos podrán disminuir su propia inversión sin detrimento de su progenie actual y emplear esos recursos en futuros eventos reproductivos y en su supervivencia. El estudio encontró que los individuos atractivos, tanto en el caso de los machos como de las hembras, tenían un mayor número de descendientes y vivían más, unos resultados que eran congruentes con la hipótesis. Una vez encontradas las consecuencias esperadas de esa supuesta inversión diferencial dependiendo del atractivo de la pareja, lo único que faltaba para acabar de demostrar la hipótesis era estudiar la propia inversión parental.

Primera demostración de la hipótesis de la inversión diferencial

Dos años después de proponer la hipótesis de la inversión diferencial, Burley (1988) publicó un estudio diseñado expresamente para comprobarla. Fue también con diamantes mandarines a los que se les habían colocado anillas de colores para aumentar o disminuir su atractivo. Como novedad, se cuantificó la inversión parental en forma de tiempo dedicado a cuidados parentales, como la incubación o la alimentación de las crías. Los resultados no dejaron lu-

gar a dudas de que el atractivo, tanto de los machos como de las hembras, influía en la inversión parental, ya que el cuidado proporcionado por las aves estaba directamente relacionado con el atractivo de sus parejas e inversamente relacionado con su propio atractivo. Es decir, las aves atractivas disminuían su inversión parental mientras que las emparejadas con ellas la aumentaban. Es importante destacar que los resultados combinados de los dos estudios de Burley (1986, 1988) muestran que los individuos menos atractivos realizan un mayor esfuerzo parental, tienen vidas más cortas y su éxito reproductivo es menor comparados con los individuos más atractivos de su mismo sexo. Esto apoya la idea de que el esfuerzo parental implica costes, bien en forma de mortalidad o de un menor éxito reproductivo futuro, por lo que los cuidados parentales suponen realmente una inversión parental. En relación a nuestra pregunta de si la selección sexual puede seguir operando después de la fecundación, la respuesta es que sí (**Tabla 1**). Como dejó claro Burley, una vez producida la fecundación, las aves siguen “eligiendo” cuánta inversión parental realizar. Cuando están emparejadas con individuos atractivos, eligen aumentar su inversión parental respecto a la que presentarían con una pareja ordinaria, lo que supone un incremento en la eficacia biológica de esos individuos atractivos. Por tanto, los rasgos que confieren atractivo a un individuo son seleccionados no solo porque aumentan su probabilidad de aparearse (selección intersexual según Darwin), sino también porque provocan un aumento de la inversión parental de su pareja. Una vez que esto queda claro, cabe preguntarse si la inversión diferencial se restringe a especies con “considerable cuidado biparental”, tal

como asumió Burley (1988), o es un proceso más general.

Ampliación del concepto de inversión diferencial

Fue gracias a un trabajo publicado por Ben Sheldon (2000) que el concepto de inversión diferencial alcanzó su definición actual, más amplia que la propuesta por Burley, y sus implicaciones fueron mejor entendidas. Según Sheldon, las premisas de la inversión diferencial son que “los padres tienen que decidir lo que invierten en la reproducción actual y en la futura”, ya que lo que inviertan en una irá en detrimento de la otra, y que “el atractivo de la pareja afecta al equilibrio óptimo entre esos dos componentes de la reproducción”. Se establece por tanto una relación entre el atractivo de la pareja y el valor del evento reproductivo con esa pareja. Siempre que exista incertidumbre sobre la propia longevidad y sobre el atractivo de futuras parejas, la selección favorecerá un incremento de la inversión parental si se tiene una pareja atractiva. Con esta definición, ya no se requiere que los dos miembros de la pareja muestren cuidados parentales, porque los beneficios del atractivo pueden ser de otro tipo, como por ejemplo transmitir genes que aumenten la eficacia biológica de la descendencia o proporcionar un territorio apropiado para el desarrollo de las crías. Además, tampoco hace falta que la razón para aumentar la inversión parental sea mantener el vínculo con la pareja. La inversión diferencial sería la mejor estrategia si el aumento de la inversión parental por parte de un individuo le acarrea beneficios que dependen de las características de su pareja, cosa que puede ocurrir aunque nunca se vuelva a interactuar con esa pareja.

El único caso en el que la inversión diferencial no podría darse es en especies semélparas, que son aquellas que se caracterizan por tener un único evento reproductivo en toda su vida. Sheldon (2000) hizo además una revisión de los estudios experimentales que habían testado la hipótesis de la inversión diferencial y comprobó que era válida no solo en aves, el taxón en el que originalmente se propuso, sino también en mamíferos, anfibios e invertebrados. La inversión diferencial pasaba a considerarse un proceso ampliamente extendido y de gran importancia evolutiva en contextos de selección sexual.

Hipótesis alternativas y modelización de la inversión diferencial

A medida que iban realizándose más estudios sobre el tema, en ocasiones se encontraban resultados opuestos a los esperados según la hipótesis de la inversión diferencial, es decir, un aumento de la inversión cuando se tiene una pareja poco atractiva. Eso dio lugar a la hipótesis de la compensación reproductiva, desarrollada sobre todo por Patricia Gowaty y colaboradores (Gowaty *et al.*, 2007; Gowaty, 2008). Según esta hipótesis, los individuos obligados por factores ecológicos o sociales a reproducirse con parejas que no son las preferidas, “tratan de compensar la posible merma en viabilidad de su descendencia” (Gowaty, 2008). Para dilucidar la importancia relativa de esas dos hipótesis, se desarrolló un modelo matemático que determinaba bajo qué condiciones se espera que la inversión materna aumente o disminuya en respuesta al atractivo del macho y se encontró que un incremento de la inversión es la estrategia óptima

en la mayoría de circunstancias (Harris y Uller, 2009). Las dos hipótesis se consideraban resultados excluyentes de un mismo proceso, pero algunos autores propusieron que ambas en realidad representan los extremos de un continuo de patrones de inversión parental según la calidad de la pareja (Ratikainen y Kokko, 2010). Ello supuso un cambio de nomenclatura, con los términos “inversión diferencial positiva” cuando los individuos invertían más en la descendencia al tener parejas atractivas e “inversión diferencial negativa” cuando invertían menos. Este nuevo concepto fue ya incorporado en los siguientes modelos matemáticos (Kindsvater y Alonzo, 2014; Haaland *et al.*, 2017), lo que contribuyó a explicar resultados aparentemente contradictorios de distintos estudios experimentales. Modelos teóricos posteriores sugieren que, en general, se espera una mayor inversión total por parte de la madre y un mayor número de crías cuando el macho es de alta calidad (Ratikainen *et al.*, 2018). Sin embargo, en determinados casos en los que la calidad del macho tiene un efecto importante sobre la eficacia biológica de la descendencia, estos modelos predicen una inversión diferencial negativa respecto a lo que la hembra invierte en cada una de las crías, es decir, una menor inversión de la hembra en cada cría cuando el macho es de alta calidad.

Relación entre inversión diferencial y efectos parentales

Los efectos parentales forman parte de los llamados efectos genéticos indirectos y ocurren cuando el fenotipo o el ambiente de los progenitores influyen sobre el fenotipo de las crías más allá del efecto genético directo de los ge-

nes transmitidos. Cuando estos efectos son producidos por las madres se les denomina efectos maternos, que son muy importantes en los procesos evolutivos (Mousseau y Fox, 1998), incluidos aquellos en los que actúa la selección sexual (Qvarnström y Price, 2001). Efectos parentales son por ejemplo aquellos que provocan las hembras al depositar más o menos nutrientes en los huevos, o los derivados de la protección y aprovisionamiento de la prole. La inversión diferencial representa un caso específico de efectos parentales, pero, como decía Sheldon (2000), “con una capa extra de complejidad”, porque el efecto parental de uno de los progenitores (un macho atractivo, por ejemplo) está mediado por el otro progenitor (una hembra dispuesta a invertir más en la reproducción). Para que los efectos parentales puedan considerarse un caso de inversión diferencial deben cumplir al menos dos condiciones. En primer lugar, deben suponer una auténtica inversión parental, es decir, deben acarrear costes para el progenitor intermediario de ese efecto parental que vayan en detrimento de su supervivencia o de su reproducción futura. Sin costes no hay inversión parental y tampoco puede haber inversión diferencial. La segunda condición es que los efectos parentales deben involucrar a los dos miembros de la pareja, de manera que la variación en inversión parental de uno de ellos esté provocada por el atractivo del otro. Dicho de otra forma, debe tratarse de un proceso de selección intersexual en el que la expresión del rasgo atractivo proporcione al portador un mayor éxito reproductivo mediado por la inversión diferencial de su pareja. En muchos casos, los efectos parentales no tienen este componente sexual, ya que solo implican a uno de los miembros de la pareja, y por tanto no constituyen inversión diferencial. Esto

ocurre, por ejemplo, cuando la inversión parental de un individuo depende solo de su propia calidad fenotípica.

Relación entre inversión diferencial y elección críptica de pareja

Al igual que la inversión diferencial representa un caso específico de efectos parentales, también puede considerarse un caso específico de elección críptica de pareja, porque los individuos eligen tras el apareamiento según los rasgos de la pareja, pero no con qué esperma fecundar los huevos, caso de la elección críptica de la hembra propuesta por Thornhill (1983), sino cuánto invertir en la reproducción presente (Lyu *et al.*, 2017). En un principio, la elección críptica se refería solo a la elección de esperma de machos distintos dentro del tracto genital de la hembra (Thornhill, 1983), pero posteriormente se estableció que existe elección críptica “cuando el éxito de apareamiento de un individuo está influenciado por procesos activos que ocurren después de la cópula” (Sheldon, 2000). Con esta definición, el concepto de elección críptica quedó ampliado y se convirtió en sinónimo de la elección de pareja posterior al apareamiento, por lo que está justificado considerar a la inversión diferencial, que es una elección de pareja que ocurre generalmente después de la cópula, como una forma de elección críptica (**Figura 2**). De todas formas, a la elección de pareja después del apareamiento no siempre se le denomina elección críptica, quizá para evitar una posible confusión con el significado original del término, y hay autores que prefieren llamarla simplemente “elección de pareja postapareamiento” (Lyu *et al.*, 2017). Este nuevo nombre, sin embargo, no supone

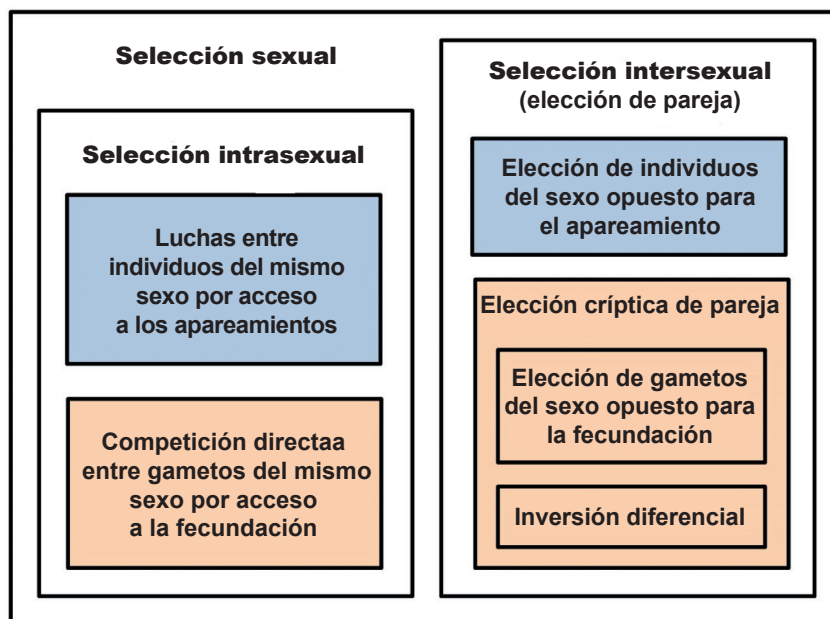


Figura 2. Esquema de los distintos mecanismos de la selección sexual (selección intrasexual e intersexual) diferenciando los que ocurren antes (color azul) o después (color salmón) del apareamiento, pero sin hacer distinción de sexo. La elección de pareja incluye tanto la elección de individuos del sexo opuesto para el apareamiento como la elección críptica. Esta última, a su vez, incluye la elección de gametos (generalmente elección de esperma por parte de la hembra) y la inversión diferencial. A la elección críptica de pareja en ocasiones se le denomina elección de pareja postapareamiento. La inversión diferencial generalmente ocurre después del apareamiento, pero también puede ocurrir antes si la inversión parental involucrada en el proceso se realiza entre emparejamiento y apareamiento. En aves esto puede suceder, por ejemplo, con la acumulación de yema en el huevo por parte de la hembra o con la construcción del nido.

un cambio del concepto, que sigue englobando también a la inversión diferencial. Aunque la elección críptica en su acepción original ocurre entre el apareamiento y la fecundación (**Tabla 1**), en su sentido más amplio (incluyendo la inversión diferencial), también puede ocurrir después de la fecundación. La inversión diferencial, por su parte, no solo ocurre después de la fecundación, sino que también puede ocurrir antes si la inversión parental involucrada en el

proceso de inversión diferencial tiene lugar antes de la fecundación, como por ejemplo cuando la hembra deposita la yema en el huevo.

La inversión diferencial es un mecanismo de selección sexual

Como ya se ha explicado anteriormente, la inversión diferencial es un

proceso de elección críptica de pareja que ocurre normalmente después de la fecundación y que genera selección sexual, concretamente selección intersexual. A los procesos que dan lugar a selección intersexual se les conoce genéricamente como “elección de pareja”, que no solo incluye la típica elección de individuos del sexo opuesto para el apareamiento, sino también la elección de gametos para la fecundación y la inversión diferencial (**Figura 2**). Cualquiera que tenga un concepto limitado de lo que significa la elección de pareja y desconozca que incluye también la inversión diferencial podría pensar erróneamente que después del apareamiento (o de la fecundación) ya no puede existir selección sexual. Quizá este sea el caso del revisor al que nos referíamos al principio. También puede contribuir a cierta confusión el hecho de que la selección sexual se solape con otras formas de selección natural relacionadas con la reproducción. En ocasiones, hay caracteres que están involucrados tanto en selección sexual como en selección de fecundidad, que es aquella selección que surge de la variación en el número de descendientes independientemente de cualquier interacción con el sexo opuesto. Este es precisamente el caso de la inversión diferencial, donde selección sexual y selección de fecundidad están intrínsecamente unidas (Alonzo y Servedio, 2019). En la inversión diferencial, la señal del macho produce un incremento de la inversión parental de la hembra, lo que puede acarrear un aumento de su fecundidad. Ese aumento de fecundidad de la hembra, aunque es debido a su inversión parental, se puede considerar una propiedad del macho, ya que solo ciertos machos son capaces de provo-

carlo. La señal del macho podría interpretarse como un rasgo seleccionado sexualmente, pero también como un rasgo involucrado en un proceso de selección de fecundidad, el cual, al combinarse con apareamientos no aleatorios, daría lugar a selección sexual (Alonzo y Servedio, 2019). Cabe destacar que con cualquiera de las dos interpretaciones la inversión diferencial constituiría un caso de selección sexual.

Recapitulando: construcción del nido y selección sexual

Como respuesta al comentario de un revisor de que la construcción del nido en aves no puede ser un rasgo seleccionado sexualmente porque ocurre después del emparejamiento, hemos recordado que la selección sexual puede seguir actuando no solo después del emparejamiento, sino también después del apareamiento, como por ejemplo con la competencia espermática (Parker, 1970), y después de la fecundación, por medio de la elección críptica que supone la inversión diferencial (Burley, 1988; Sheldon, 2000). La construcción del nido es una forma de inversión parental que en muchas aves paseriformes tiene lugar después del emparejamiento pero antes del apareamiento, por lo que el potencial para que sea un carácter modelado, al menos en parte, por la selección sexual es enorme. Por ejemplo, la hembra podría divorciarse del macho con el que acaba de emparejarse si no contribuyera lo suficiente a la construcción. Igualmente, aunque el nido se construya después del apareamiento, la hembra podría elegir el esperma procedente de cópulas extrapareja si su macho

no aportara suficiente material al nido. Incluso si la construcción del nido tiene lugar después de la fecundación de los huevos, cosa nada extraña ya que los nidos deben seguir siendo reparados mientras están en uso, la hembra podría esforzarse más en la incubación si el macho mostrara una mayor contribución a la construcción, comportamiento que podría estar señalizando la condición física o la salud del macho, o bien su disposición a cuidar de la prole. El mayor esfuerzo parental de las hembras aumentaría el éxito reproductivo de los machos “constructores”, por lo que los machos estarían seleccionados para contribuir a la construcción del nido más de lo que es estrictamente necesario para la crianza de huevos y pollos. Independientemente de si ocurre antes o después del emparejamiento o del apareamiento, la construcción del nido en las aves puede ser un rasgo seleccionado sexualmente (Soler *et al.*, 1998; Moreno, 2012; Mainwaring *et al.*, 2014). En cualquier caso, ese comentario sobre las fuerzas selectivas que hay detrás de la construcción del nido en aves ha servido de pretexto para “volver a un clásico”, la hipótesis de la inversión diferencial, y para exponer alguna confusión que parece existir respecto al concepto de selección sexual y los procesos que incluye.

Agradecimientos

Muchas gracias a Juan Soler y Juan Moreno por sus valiosos comentarios, que contribuyeron a mejorar sustancialmente una versión preliminar del manuscrito, y a Wolfgang Forstmeier por proporcionar la foto de diamantes mandarines.

Bibliografía

- Alonzo, S. H., Servedio, M. R., 2019. Grey zones of sexual selection: why is finding a modern definition so hard? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **286**: 20191325.
- Andersson, M., 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Burley, N., 1986. Sexual selection for aesthetic traits in species with biparental care. *American Naturalist*, **127**: 415–445.
- Burley, N., 1988. The differential-allocation hypothesis: an experimental test. *American Naturalist*, **132**: 611–628.
- Darwin, C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- Darwin, C., 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Eberhard, W. G., 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton University Press, Princeton.
- Firman, R. C., Gasparini, C., Manier, M. K., Pizzari, T., 2017. Postmating female control: 20 years of cryptic female choice. *Trends in Ecology and Evolution*, **32**: 368–382.
- Gowaty, P. A., 2008. Reproductive compensation. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**: 1189–1200.
- Gowaty, P. A., Anderson, W. W., Bluhm, C. K., Drickamer, L. C., Kim, Y. K., Moore, A. J., 2007. The hypothesis of reproductive compensation and its assumptions about mate preferences and offspring viability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 15023–15027.
- Haaland, T. R., Wright, J., Kuijper, B., Ratikainen, I. I., 2017. Differential allocation revisited: when should mate quality affect parental investment? *American Naturalist*, **190**: 534–546.
- Hare, R. M., Simmons, L. W., 2019. Sexual selection and its evolutionary consequences in female animals. *Biological Reviews*, **94**: 929–956.
- Harris, W. E., Uller, T., 2009. Reproductive investment when mate quality varies: di-

- fferential allocation versus reproductive compensation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **364**: 1039–1048.
- Kindsvater, H. K., Alonzo, S. H., 2014. Females allocate differentially to offspring size and number in response to male effects on female and offspring fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **281**: 20131981.
- Lyu, N., Servedio, M. R., Lloyd, H., Sun, Y.-H., 2017. The evolution of postpairing male mate choice. *Evolution*, **71**: 1465–1477.
- Mainwaring, M. C., Hartley, I. R., Lambrechts, M. M., Deeming, D. C., 2014. The design and function of birds' nests. *Ecology and Evolution*, **4**: 3909–3928.
- Moreno, J., 2012. Avian nests and nest-building as signals. *Avian Biology Research*, **5**: 238–251.
- Mousseau, T. A., Fox, C. W., 1998. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**: 403–407.
- Parker, G. A., 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, **45**: 525–567.
- Parker, G. A., Pizzari, T., 2010. Sperm competition and ejaculate economics. *Biological Reviews*, **85**: 897–934.
- Qvarnström, A., Price, T. D., 2001. Maternal effects, paternal effects and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 95–100.
- Ratikainen, I. I., Haaland, T. R., Wright, J., 2018. Differential allocation of parental investment and the trade-off between size and number of offspring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**: 20181074.
- Ratikainen, I. I., Kokko, H., 2010. Differential allocation and compensation: who deserves the silver spoon? *Behavioral Ecology*, **21**: 195–200.
- Sheldon, B. C., 2000. Differential allocation: tests, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 398–402.
- Soler, J. J., Møller, A. P., Soler, M., 1998. Nest building, sexual selection and parental investment. *Evolutionary Ecology*, **12**: 427–441.
- Thornhill, R., 1983. Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. *American Naturalist*, **122**: 765–788.
- Wang, D., Forstmeier, W., Ihle, M., Khadraoui, M., Jerónimo, S., Martin, K., Kempenaers, B., 2018. Irreproducible text-book 'knowledge': the effects of color bands on zebra finch fitness. *Evolution*, **72**: 961–976.
- Wang, D., Forstmeier, W., Kempenaers, B., 2017. No mutual mate choice for quality in zebra finches: time to question a widely-held assumption. *Evolution*, **71**: 2661–2676.

Con el patrocinio de:



TESIS DOCTORALES

Editor: Francisco Valera

Departamento de Ecología Funcional y Evolutiva, EEZA-CSIC, Carretera de Sacramento s/n, 04120 La Cañada de San Urbano, Almería, España

E-mail: pvalera@eeza.csic.es

PhD Dissertation Reviews in Ethology and Evolutionary Ecology

This section includes the abstracts of some of the PhD-Dissertations submitted in Spain during the 2018–2019 academic year as well as some others not published in earlier volumes of *EtoloGuía*. They are in alphabetical order by University where they were defended and, then, by year and alphabetical order of the author's surname. This section also includes a link to access the full version of the reviewed thesis when available. In order to achieve an adequate view of the ethological research developed in our country, it is necessary the collaboration of supervisors and doctoral students, for which we appreciate the submission of summaries of the work carried out to the editorial committee (pvalera@eeza.csic.es).

Esta sección incluye los resúmenes de algunas de las Tesis Doctorales defendidas en España en el curso 2018–2019 junto con otras no recogidas en reseñas anteriores, con el fin de informar acerca del estado actual de la investigación etológica en nuestro país. Se presentan en inglés para facilitar la difusión de esta información. Se ha seguido una ordenación alfabética por Universidades y, dentro de ellas, por año y autor. El resumen incluye un vínculo que permite acceder a la versión completa de la tesis reseñada en caso de que esté disponible. Para lograr una imagen adecuada de la investigación etológica desarrollada en nuestro país es necesaria la colaboración de directores y doctorandos por lo que agradecemos el envío de resúmenes de los trabajos realizados al comité editorial (pvalera@eeza.csic.es).

Anthropic perturbations, functional structure, and dung beetle ecosystem services (Coleoptera: Scarabaeidae)

Author: Jorge Ari Noriega Alvarado (jnorieg@hotmail.com)

Supervisors: J. Hortal, A. Santos

Academic year: 2018–2019

Universidad de Alcalá

Summary

Humans are highly dependent on biodiversity and the ecosystem services (ES) it provides. Biodiversity is the main driver of ecological functioning in many different ecosystems, changing in space and time and affecting the structure of communities. Some ecosystem processes like nutrient cycling or waste removal depend directly on a positive interaction between species and functional diversity. However, anthropic disturbance is affecting negatively the diversity, and therefore ecosystem functioning, and the provision of these ES. One of the main causes of this negative impact is land–use change that translates in many effects over specific ecosystems, such as logging in tropical forests or livestock intensification in pastures. One of the key groups for the regulation and provision of ES are insects. However, most of our knowledge of their functional role is based on assumptions and indirect measurements, and there has been little experimental quantification of their value. The main objective of this thesis is going forward in the comprehension of the ecological functions and the ecosystem services provided by insects and particularly by dung beetles and try to understand how different levels of human disturbance can affect these processes. In chapter 2, I first studied the publication trends in the research of ES provided by insects through a systematic literature review. The most studied insect ES are pollination, biological control, food provisioning, and recycling organic matter, and the better-known taxonomical groups are Hymenoptera, Coleoptera, and Diptera. Most studies do not quantify ES provision, some studies assume the provision using indirect measurements like proxies and just a small proportion of all the studies evaluated experimentally the link between insects and ES. These results evidence the existence of big gaps in our current knowledge and suggest the necessity of doing experimental studies and focusing on the less–studied functional and taxonomic groups. In the rest of the thesis, dung beetles are used as a bioindicator group to explore and understand the complex relationship between human perturbations, temporal community dynamics, species and functional diversity, and ecosystem services. Dung beetles play an essential role as decomposers, being involved in dung removal,

nutrient cycling, soil structure, and seed dispersal. In chapter 3, I investigated the temporal dynamics of the functional structure of dung beetle assemblages between different windows of time in the Amazon region, comparing changes in the composition and structure of the communities along seasons, years, and successional stages. Abundance and richness decrease from the rainy to the dry season, among successional stages, but do not change significantly between years. Species and functional diversity change differently across temporal scales: while they change radically following a nested structure during successional stages, changes between years are minimal, showing a turnover pattern. In chapters 4 and 5, I focus on dung removal, one of the main ES delivered by dung beetles in many ecosystems. These two chapters experimentally evaluate and quantify the effects



A female of *Onitis belial* Fabricius, 1798 just arriving to a cow pile in a pasture near La Pedriza, Madrid, Spain. Author: Jorge Ari Noriega.

of human disturbance on dung beetle diversity and dung removal rates. Chapter 4 compares perturbed and conserved forests in three distinct localities in Colombia, evaluating differences and potential interactions in dung removal between the two main dung beetle functional groups: paracoprids (tunnelers, beetles that arrive to the dung pile and make tunnels below to relocate part of the resource) and telecoprids (rollers, beetles that arrive to the dung pile and construct a dung ball, that is rolled at a short distance, and then buried). Dung removal rates were lower in perturbed forests, evidencing a negative effect of anthropic disturbance. Also, I discovered a positive inter-guild interaction that enhances dung removal, indicating a possible facilitation process between tunnelers and rollers. Our results point out that the removal rate of paracoprids was favored by the diversity (abundance and richness) of telecoprids. In chapter 5, a global multi-site experiment was conducted at 38 localities in 24 countries to assess the effects of cattle intensification on dung beetle richness, functional diversity, and dung removal in pastures. Two levels of intensification (extensive vs intensive) were studied in each locality, where dung removal rates were assessed, and dung beetle communities were surveyed. Pairwise comparisons and structural equation models were used to understand the influence of cattle intensification, climate, and diversity metrics on dung removal rates. Intensive pastures host lower species richness, but there were no significant differences in abundance, functional diversity or dung removal. However, increasing cow density has a negative effect on dung removal. Further, removal rates are driven by different factors in the two types of cattle management, and the two most-studied biogeographical regions (Neotropics and Palearctic). Dung removal is mainly driven by richness and climate in extensive sites, and by abundance in intensive ones. Richness is also the most important determinant of removal in the Neotropics, while abundance and climate are so at the Palearctic. These differences between intensification levels and regions may correspond to the idiosyncratic responses related to each management condition and to the specific evolutionary history of each regional fauna. It is however clear that ecosystem disturbance, and particularly land-use change and intensification, exert a negative impact on dung beetle diversity, functional structure, and dung removal rates.

Key words: assemblage structure, cattle intensification, dung beetle diversity, ecosystem functioning, Scarabaeinae

Palabras clave: estructura del ensamblaje, intensificación ganadera, diversidad de escarabajos coprófagos, funcionamiento del ecosistema, Scarabaeinae

[*Perturbaciones antrópicas, estructura funcional y servicios ecosistémicos de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae).*]

Breeding cliff–nesting birds at mining sites: management recommendations

Author: Zoë Rohrer Rodríguez (zoerohrer@gmail.com)

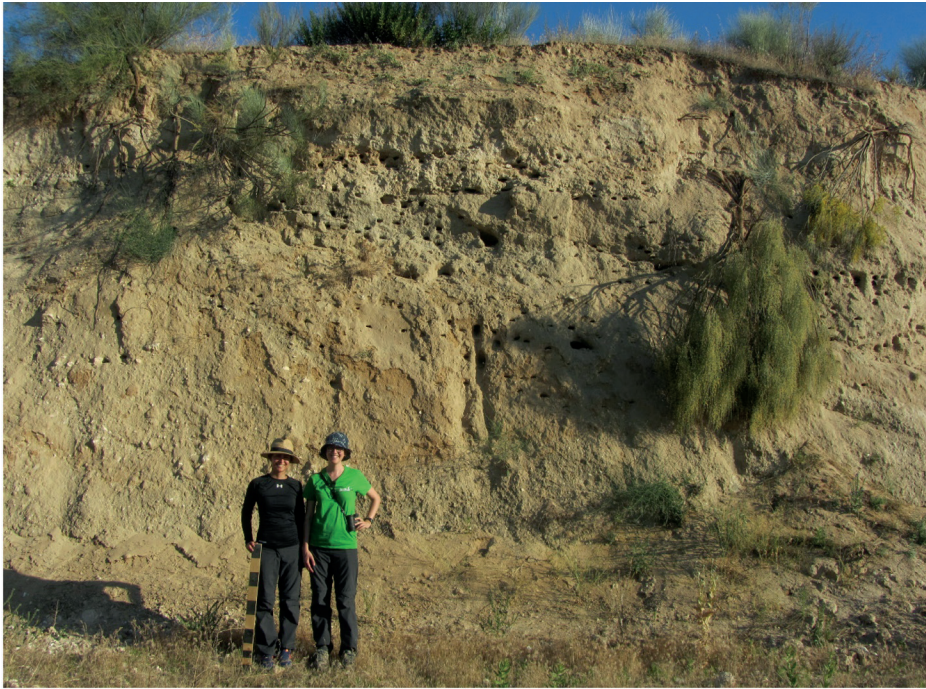
Supervisor: S. Rebollo de la Torre

Academic year: 2018–2019

Universidad de Alcalá

Summary

To build infrastructures, we rely on the construction sector, which produces aggregates and cement through mining activity. The reconciliation of the extractive activity and conservation of natural values is a crucial issue. Currently, our capacity to return ecosystems affected by mining activities to their original situation is limited. An alternative to restoration is the creation of ecosystems for fauna of conservation concern. Cliff–nesting birds (birds that rely primarily on rocky or sandy walls to breed) colonize human–created environments such as mining sites (quarries and aggregate pits from the cement and aggregate sector). However, mining restoration often fails to consider the cliff–nesting fauna that may have colonized these areas. Furthermore, previous work has failed to address how important these man–made habitats are for the conservation of cliff–nesting birds, and how to manage their presence during the active phases of the mining sites. The aim of this thesis is to study the cliff–nesting bird community at mining sites, and to give management recommendations to enhance biodiversity by improving breeding habitats for cliff–nesting bird species in Mediterranean areas of Spain. We expect mining sites to have the potential of accommodating a varied community of cliff–nesting birds. We studied three aspects to manage these communities: (i) the potential risk of generating trap habitats by excess of predation; (ii) the process of breeding habitat selection and habitat preferences of cliff–nesting birds at different scales; and (iii) the ecological services of cliff–nesting birds that could be applied to restoration. To do this, we carried out a large–scale survey in 2016 and 2017, in 29 mining sites during the breeding season in Spain, to study the abundance, richness and diversity of the cliff–nesting communities. The mining sites were representative of the environmental diversity of the study area. Then, we selected two model species. We studied the eagle owl's (*Bubo bubo*) presence and diet in mining sites and outlined restoration and management considerations for cliff–nesting birds to avoid excess predation pressure. We selected the sand martin (*Riparia riparia*) to analyze the ecology and habitat selection of cliff–nesting species in mining sites, and to established measures to reconcile mining activity with their breeding populations. We also studied the provision of engineer ecosystem services of birds applicable to restoration actions, as a way of improving the



Members of the research team in a sand martin colony at a mining site. Left (D. María Juliana Díaz Rojas), right (Dr. Zoë Rohrer Rodríguez). Author: Salvador Rebollo de la Torre.

local biodiversity of cliff–nesting birds, by studying the sand martin’s burrowing activity at mining sites. Our results indicate that mining sites have a varied community of cliff–nesting birds and that, for some species, these sites could be relevant as breeding habitats. We determined that the eagle owl is a specialist predator in the mining sites, with rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) as its main prey, and that their frequent presence in these sites does not generate a risk of excess of predation of the cliff–nesting community. We observed that sand martins showed habitat preferences at the different studied scales, and that this information could be used to design management recommendations and restoration actions for this species. Finally, we observed that the burrowing activity of the sand martin generated holes that were colonized by secondary cavity–user birds, the rock sparrow (*Petronia petronia*) being the most abundant species. With this work, we aimed to explore alternatives to conventional restoration actions, to improve vulnerable biodiversity and to reconcile fauna with mining activity. Our study supports incorporating actions to promote cliffs, together with managing the mining sites to form a heterogeneous mosaic of habitats that satisfy the requirements of the cliff–nesting species (roosting, feeding, etc.). Finally, the study of these complementary habitats inside and outside the mining sites should be pursued in future lines of research, to improve the management and conservation of cliff–nesting species in mining sites.

Key words: bird services, ecological traps, habitat preferences, mining restoration, secondary users

Palabras clave: servicios de la avifauna, trampas ecológicas, preferencias de hábitat, restauración minera, usuarios secundarios

[*Aves rupícolas reproductoras en los espacios mineros: recomendaciones de manejo.*]
https://www.lafargeholcim.es/sites/spain/files/atoms/files/tesis_zoe_rohrer_2019.pdf

Ecology and conservation of the Cuban rock iguana (*Cyclura nubila nubila*)

Author: Amnerys González Rossell (amnerys@snap.cu)

Supervisors: V. Berovides, J. Belliure

Academic year: 2017–2018

Universidad de Alicante

Summary

Iguanas (Iguanidae: Iguaninae) constitute one of the most threatened vertebrate group on Earth due to habitat loss, overexploitation, invasive species and human disturbances. The Cuban rock iguana (*Cyclura nubila nubila*) is found in the Cuban archipelago, both on the large island of Cuba and on the North and South keys. The species inhabits rocky and sandy coastal zones, with coastal and sub-coastal xeromorphic scrub and evergreen microphyllous forest. Density of natural populations varies from 5.3 to 37.5 iguanas/ha and it is influenced by factors such as plant formation, substrate and pressures due to anthropogenic causes. The species is categorized as Vulnerable by the International Union for the Conservation of Nature, and the Cuban National System of Protected Areas intends to protect the maximum number of populations in the territory. However, it is unknown whether there are biological differences at the level of population between the big island and the keys, or even among the different populations of the big island. Population differences in morphology and behavior may reflect evolutionary changes that often lead to divergence and speciation. Knowing the existence of differences at the level of populations is a must under the framework of conservation biology, since (i) maximum biological variability should be protected, and (ii) differentiated management should be applied, if necessary, to the populations, following what is known as Independent Units of Management. One of the aims of this doctoral thesis was to explore the existence of differences in the iguana populations at the Cuban archipelago and the coverage offered by the Cuban National System of Protected Areas for the survival of the population variability observed for the species. The study was carried out in nine localities of the Cuban archipelago: two in the southern coastal zone of the big island of Cuba, three at the northern keys of the Sabana–Camagüey archipelago and four at the southern keys of the Canarreos archipelago. Morphometric measurements were analyzed as indicators of vital space and morphological adaptations to the way individuals exploit habitat resources given their ability to crawl, run and jump. All data was obtained from 177 females and 222 males captured between 1991 and 2011 in balanced proportions in all sites. The following morphometric variables were considered: snout–vent length, tail length, head length, head width, humerus length, femur length, number



Cuban rock iguana (*Cyclura nubila nubila*) of West (left) and East (right) Cuba. Behavioural differences among populations are linked to body size and morphology, and have been explored in this thesis to assure protection of all intraspecific variability at the Cuban archipelago. Author: Amnerys González Rosell.

of femoral pores and body weight. Results showed clear differences between populations of the keys and the great island: big island populations are bigger and more robust, whereas keys populations show more variability. Also, the western population of the big island had bigger and more robust individuals than the eastern population. In general, in all cases females were smaller and showed less variability. No stable pattern in the populations of keys (neither within archipelagos, nor between populations of the North and South of Cuba) was found but the populations of keys had higher values of fluctuating asymmetry (from the number of femoral pores). Results suggest that the variability observed is related to factors such as area, vegetation diversity (that provides higher quality food and more opportunities to explore different types of plants with essential nutrients), and main substrate (that determines morphological adaptations for crawl, run and jump). Results also show that iguana populations of keys may suffer greater environmental stress, with tourism as a possible cause. Several gaps of populations' protection from the National System of Protected Areas were identified, as well as the need of differentiated management between the big island and the keys to achieve an effective conservation of the biological variability of the species at the Cuban archipelago.

Key words: conservation, Cuba, *Cyclura nubila*, ecomorphology, iguana, population variability

Palabras clave: conservación, Cuba, *Cyclura nubila*, ecomorfología, iguana, variabilidad poblacional

[*Ecología y conservación de la iguana (Cyclura nubila nubila) en Cuba.*]

https://rua.ua.es/dspace/bitstream/10045/81607/1/tesis_amnerys_gonzalez_rosell.pdf

Linking individual behaviour and life history: bioenergetic mechanisms, eco–evolutionary outcomes and management implications

Author: Andrea Campos–Candela (andreacamposcandela@gmail.com)

Supervisors: M. Palmer Vidal, J. Alós Crespi

Academic year: 2018–2019

Universidad de Alicante

Summary

Animal behaviour is a state variable of the individual that deserves special attention given its determinant role in eco–evolutionary processes. The decomposition of the behavioural variation in between– and within–individual variability has revealed the existence of consistent between–individual differences referred to as personality or behavioural types. Five axes of personality are usually recognized (exploration, aggressiveness, activity, sociability and boldness), and individual specificities along them tend to be correlated leading to what is known as behavioural syndromes. Recently, these patterns of covariation have been enlarged to accommodate movement behaviour within a personality–dependent spatial ecology theory. Most animals tend to forage, reproduce and develop any activity within specific bounded space, which leads to the formation of home range (HR) areas (i.e., HR behaviour). The increasing development of animal tracking technology is providing a huge amount of movement data revealing that HR behaviour is widespread among taxa and shows a large consistent variability, both at within– and between–individual level, which allows to define the existence of well–contrasted spatial behavioural types (SBTs). SBTs, as other personality traits, play an important role in selective processes as those impelled by harvesting activities. The Pace–of–Life–Syndrome (POLS) theory hypothesises on how personality traits are expected to be correlated with life history (LH) traits along the fast–slow continuum in the broadest sense. Accordingly, patterns of covariation between specific SBTs, physiology–related features and LHs would be expected to exist whenever they maximize the animal performance in a given environment. However, the way in which behavioural variation at the within–species level is translated to the wide range of LH traits remains a fundamental yet unresolved question, mainly due to the lack of a proper theoretical framework. Thus, unrevealing the mechanisms behind is certainly scientifically very exciting but also socially relevant. In such a context, this PhD thesis aimed to address from conceptual, empirical and theoretic

cal perspectives cornerstone questions in behavioural ecology: what are the feasible mechanisms underpinning the establishment of HR areas and within-species variation, what are their consequences for animal functioning and performance (i.e., in LH traits) at the individual and eco-evolutionary levels, or what are the implications for the assessment and conservation of wildlife of the existence of SBTs. The PhD thesis focusses in a fish heavily exploited by recreational fishers (here, the painted comber *Serranus scriba*; Linnaeus, 1758) but it aims to provide general reasoning applicable to a wide range of wild animals. First, the PhD thesis proposes a mechanistic theory of personality-dependent movement behaviour based on dynamic energy budget models (i.e., a behavioural-bioenergetics theoretical model). Second, integrated in the field of animal personality (i.e., decomposition of behavioural variability into within- and between-individual's components), it addresses empirically the study of behavioural variability in the main axis of personality for the marine fish species *S. scriba* and looked for evidences of whether personality-mediated differences in energy acquisition may exist. Aiming to support empirically the possible connections between personality traits and space-use behaviour, the thesis provides some insights on the application of a novel-tracking algorithm to analyse the movement of individual fish submitted to different experimental conditions. Third, it provides two examples of how applying HR-related theoretical concepts may improve the management of natural resources: attending the properties of HR may facilitate the assessment of wildlife using fixed monitoring sampling stations, and considering SBTs may influence the assessment of the status of wild fish stocks. Finally, the adaptive value of the proposed behavioural-bioenergetics theory is explored by means of dynamic optimization to understand the eco-evolutionary consequences related with HR variability. In summary, this PhD thesis makes an important contribution to behavioural ecology by developing a unifying theory to test the generality and adaptive value of POLS based on dynamic energy budgets. This behavioural-bioenergetics model connects (1) personality traits, (2) HR behaviour, (3) physiology and (4) LH traits through an interwoven of mass/energy fluxes, within which they interact and feedback with the ecological context. Overall, from an eco-evolutionary perspective, the proposed framework constitutes a powerful tool for exploring the ecological role of HR behaviour and predicting what combination of behavioural traits would be evolutionally favoured in a given ecological context. Moving forward to including management scenarios, this unifying theory provides scientifically founded knowledge that would promote to improve natural resource management by attending the behavioural component of animal populations.

Key words: animal ecology, bioenergetics, behavioural ecology, movement, sampling techniques

Palabras clave: ecología animal, bioenergética, ecología de la conducta, movimiento, teoría y técnicas de muestreo

[*Conectando el comportamiento individual con la historia de vida: mecanismos bio-energéticos, implicaciones eco-evolutivas y de gestión.*]

<http://rua.ua.es/dspace/handle/10045/89047>

Causes and consequences of brain size evolution: a global analysis on birds

Author: Ferrán Sayol Altarriba (fsayol@gmail.com)

Supervisor: D. Sol Rueda

Academic year: 2017–2018

Universidad Autònoma de Barcelona

Summary

Why some species of vertebrates, including humans, evolved large brains despite the associated energetic and developmental costs is one of the main puzzles in evolutionary biology. Of the many hypotheses that have been launched to try to resolve this puzzle, environmental variability stands out as a major cause of relative brain size variation. More formally, the cognitive buffer hypothesis (CBH) postulates that relatively larger brains evolved to facilitate behavioural adjustments to enhance survival under changing conditions. The rationale of the CBH is that advanced cognition can increase fitness in varying environments by enhancing information gathering and learning, facilitating for instance shifts between different feeding sites or food types to alleviate periods of food scarcity. Increased survival would, in turn, facilitate a longer reproductive life, thereby compensating for the developmental and energetic costs of growing a large brain. While the CBH has received ample empirical support in recent years, some authors have questioned its relevance to account for the evolution of enlarged brains. This PhD thesis explores the causes and consequences of brain size evolution, using birds as a study model. The thesis has three specific objectives: (i) to explore the validity of relative brain size as a standard measure for comparing changes in brain structure among species, an assumption of the CBH; (ii) to test the link between brain size and environmental variation, a major prediction of the CBH; and (iii) to explore the consequences of relative brain size for the evolutionary diversification of the species. It takes advantage of a large database on brain size comprising more than 1,900 extant bird species in combination with recently developed phylogenetic comparative methods to elucidate the origins of brain size variation in the most diverse vertebrate class. As a first objective, the thesis validates the extent to which relative brain size is a good proxy of the brain structures involved in the capacity to construct behavioural responses to new challenges. Although there is ample evidence that large-brained species are better problem-solvers and have higher capacity for behavioural innovation, the debate still exists on whether the whole brain is biologically meaningful or instead one should focus the attention to particular brain structures responsible for these cognitive abilities. In chapter one, detailed measurements of several brain regions are compared, to show that associative areas of the brain –classically related with general intelligence– are disproportionately larger in large brained species and accurately predict variation in the whole brain, therefore validating its use in the

later analyses. According to the CBH, species living in regions with higher environmental variation should be selected for larger brains, unless they have adaptive specialisations to avoid drops in resource availability. In chapter two, this hypothesis is validated, showing that birds living in highly seasonal and unpredictable environments (i.e. high-latitude regions) possess relatively large brains than residents from other regions. Further reconstructions of evolutionary trajectories are also consistent with the hypothesis that larger brains (relative to body size) evolved when the species invaded more seasonal regions. However, the alternative – that the species already possessed larger brains when they invaded more seasonal regions – cannot be ruled out. In chapter three, additional support for the CBH is found. Based on sister-taxa comparisons, species living on oceanic islands appear to have relatively larger brains than their mainland relatives. Phylogenetic ancestral trait estimations further confirmed this trend and show that these differences mainly reflect in situ brain evolution rather than varying colonisation success. Besides, a phylogenetic path analysis shows that the best-supported scenario to explain the evolution of enlarged brains in islands is that selection arises from the need to confront increased uncertainty in resource availability that characterizes islands, an evolutionary change that is also facilitated by a slower pace of life. Finally, chapter four explores the possibility that the evolution of larger brains has also consequences for species diversification. As predicted by the behavioural drive hypothesis, frequent behavioural changes as a response to environmental challenges should expose individuals to new sets of selective pressures, thereby favouring evolutionary divergence from the ancestors, finally leading to speciation events. Diversification rates are estimated using two conceptually different approaches and consistent evidence is found in favour of the hypothesis, as lineages with larger brains (relative to body size) have diversified faster than lineages with relatively smaller brains. The best-supported trait-dependent model suggests that brain size primarily affects diversification rates by increasing speciation rather than decreasing extinction rates. In addition, the effect of relative brain size on species-level diversification rate was additive to the effect of other intrinsic and extrinsic factors. Altogether, our results highlight the importance of brain size as an important factor in evolution and reinforce the view that intrinsic features of species have the potential to influence the pace of evolution. Overall, the findings of this thesis provide evidence that relatively large brains function, and hence may have evolved, to cope with environmental changes, and that the evolution of enlarged brains may subsequently influence the evolutionary diversification of the lineage. These results help understand why different animal groups have independently evolved large brains, which can also shed light on the mystery of how our ancestors evolved and also give clues on how animals might respond to the rapid human-induced environmental changes that characterize the Anthropocene era.

Key words: behavioural flexibility, cognition, environmental changes, diversification, macroevolution

Palabras clave: flexibilidad de comportamiento, cognición, cambios ambientales, diversificación, macroevolución

[*Causas y consecuencias de la evolución del tamaño del cerebro: Un análisis global en aves.*]

<https://ddd.uab.cat/record/194323>

From behavioral ecology to demography: lessons for the little bustard (*Tetrax tetrax*) conservation

Author: Francesc Cuscó Martínez (cusco.francesc@gmail.com)

Supervisors: S. Mañosa Rifé, M. B. Morales Prieto

Academic year: 2018–2019

Universidad de Barcelona

Summary

The conservation of endangered species requires understanding what factors determine habitat selection, survival and breeding success of their populations. Life history strategies of species and their responses to environmental changes are determining factors for population dynamics. Under the current agricultural intensification context, species inhabiting agrarian environments must adapt, *sensu lato*, to the rapid changes and constraints of these systems. Nevertheless, not all species can do this easily and, as a result, dramatic population declines and even biodiversity loss take place. The little bustard (*Tetrax tetrax*) is a Palearctic steppe bird with important populations in the Iberian Peninsula. In the last decades, the species has experienced a rapid population decline, mainly due to agricultural intensification, but illegal shooting and power line collisions are also threatening factors. The specific processes linking agricultural intensification and population decline in the little bustard are surely complex and multifactorial. This thesis aims to improve the knowledge necessary for a proper and effective management for the conservation of this species. For this reason, some biological topics relevant for the understanding of the demography of the species, such as adult mortality, hatching success and incubation behaviour, have been investigated, as well as habitat selection and diet during the non-breeding season. Animals usually show non-random spatial distributions resulting from the cumulative effects of many factors that are often difficult to separate. By using spatial eigenvector mapping in combination with habitat models, we showed that ranging behaviour of female little bustards in the non-breeding season was affected by the independent effect of habitat variables and spatial constraints, as well as by their joint effect. Approximately one third of the spatial aggregation observed in female little bustards distribution was related to responses to the spatially aggregated environment. Moreover, the fact that different females presented, not only spatial aggregations at the same scales, but also aggregation to the same areas of the Lleida Plains, suggests that observed patterns could be related with landscape configuration heterogeneity. Spatial predictors representing aggregation patterns at ~18 km and 3–5 km respectively



Little Bustard family in a cereal stubble. The Little Bustard is a polygynous lekking species in which males do not provide any sort of parental care. In this thesis, we found that hens can lay up to two replacement clutches in a season. Lack of adequate vegetation cover after cereal harvest and shortage of arthropods availability are known to be responsible of high chick mortality. Author: Francesc Cuscó.

had a high importance in female occurrence. However, pure habitat effects were also identified. Terrain slope, alfalfa (*Medicago sativa*) and corn stubble availability were the variables that most contributed to environmental models. Overall, models revealed a non-linear negative effect of slope and positive effects of intermediate values of alfalfa and corn stubble availability. High levels of cereal stubble in irrigated land and roads also showed a positive effect on occurrence at the population level. Our results provide evidence that female little bustard ranging behaviour was spatially constrained beyond environmental variables during the non-breeding season. This pattern may result from different, not mutually exclusive processes, such as cost-benefit balances of animal movement, configurational heterogeneity of environment or from high site fidelity and conspecific attraction. Measures aimed at keeping alfalfa availability and habitat heterogeneity in open landscapes and flat terrains, in safe places close to breeding grounds, could contribute to protect little bustard populations during the non-breeding season. Up to 62 plant species were

identified among the diet of the little bustard in the non-breeding season in Spain. The most consumed species were cultivated legumes (46.7%) and dicotyledon weeds (45.6%), while monocotyledons were scarcely consumed (7.7%). Diet composition differed significantly between dry and irrigated farmland areas. In irrigated areas, diet was mainly composed of legumes, in particular alfalfa. In contrast, in dry farmland areas diet was more diverse, composed mainly of weeds (Compositae, Papaveraceae, and Cruciferae) and also cultivated legumes, particularly vetch (*Vicia sativa*). These results suggest that legume crops could improve habitat quality in areas with scarce food resources. However, in the case of irrigated areas, the strong reliance on alfalfa could make the little bustard more vulnerable to changes in land use. Concerning adult little bustard mortality in Iberia, we found that annual anthropogenic mortality is likely to have a critical impact on the species, with values almost as high as those attributed to natural causes. Collision with power lines was the main anthropogenic threat to the adult population (3.4–3.8 %/year), followed by illegal killing (2.4–3%/year), which had a higher impact than initially foreseen. We found that replacement clutches are more common than previously reported. The replacement rate was 67% for first clutches that failed during incubation and 57% for failed second clutches. Overall, nest failure accounted for 67.9% of clutches, influenced by the low hatchability of replacement clutches (16.7%). Farming practices accounted for 36.8% of nest failures. The main cause of failure was nest desertion/predation (58%). Laying date had a negative effect on the hatching probability of clutches and on the risk to fail among first clutches. The size of nesting field (negative effect) was the most important predictor for the hatching probability. Measures aimed at improving food provision by increasing field edge density and fallow availability may facilitate hens to keep body-condition prior and during incubation, as well as providing suitable habitat for replacement clutches. Adaptive irrigation and mowing patterns in alfalfa fields during the nesting season would also contribute to increase the hatchability of replacement clutches.

Key words: anthropogenic mortality, diet composition, incubation behaviour, inter-individual habitat selection, ranging behaviour

Palabras clave: mortalidad antropogénica, composición de dieta, comportamiento de incubación, selección interindividual del hábitat, comportamiento de campeo

[De la ecología del comportamiento a la demografía: lecciones para la conservación del sisón común (*Tetrax tetrax*).]

<http://diposit.ub.edu/dspace/handle/2445/131861>

Evolutionary patterns and processes of migratory behaviour in Palearctic–Paleotropical birds

Author: Raquel Ponti de la Iglesia (raquelponi@gmail.com)

Supervisors: D. Vieites Rodríguez, J. M. Ferrer Parareda

Academic year: 2018–2019

Universidad de Barcelona

Summary

One of the most fascinating aspects of birds is their capability to migrate from one area to another throughout the year. Unravelling the patterns and processes involved in the evolution of migration is paramount to understand the current biogeography, ecology and evolution of migratory birds. On this basis, the main aim of this thesis was to extend the knowledge on the mechanisms involved in the evolution of bird migration. To achieve this, the thesis comprised two main sections. In the first one, the aims were to disentangle the patterns of evolution of migratory behaviour and identifying the main factors that play an important role in it. In this context, I used the *Sylvia* warblers as a case of study, due to their well-known distributions and wide range of migratory behaviours. In the second section, we explored the climatic niche and the potential distribution of breeding and wintering ranges in the last glacial maximum (LGM) of trans-Saharan long migratory species, in order to unravel the potential changes in migratory behaviour under different environmental conditions. We explored the evolution of migration in *Sylvia* warblers as both a discrete and continuous character using ancestral state reconstruction (ASR) methods. We recovered the basal node as migratory in most analyses, suggesting five independent losses of migratory behaviour in *Sylvia* warblers, including some cases in island subspecies. Both analyses performed with migration as discrete or continuous character recovered different probabilities of sedentariness or migratoriness in some conflicting nodes depending on the ASR elements used. This forced us to consider controversial hypotheses of the evolution of migration in some clades that could evolve from migratory to sedentary in a very short period of time or going through a partial migratory status instead. Furthermore, we used phylogenetic comparative methods to assess whether the evolutionary patterns of migratory distances are correlated with several biometric, climatic and productivity variables in a phylogenetic context, using *Sylvia* warblers as a case study. Our results recover net primary productivity (NPP) in the breeding range and during the breeding season as the variable with a stronger positive correlation with migratory distances. Several climatic variables show a correlation with the evolution of migration, and among morphological variables, migratory lineages tend to have longer wings than sedentary ones. It is not possible to disen-

tangle if NPP was the main driver in the evolution of bird migratory behaviour or a consequence of it, yet migration and NPP seem to be tightly related today and along their evolutionary history. In the second part of this thesis, we explored the evolution of migration in a macroecological perspective; including the study of climatic niche of migratory species and the changes in their distributions through climatic change scenarios as glaciations. Migratory birds occupy different geographic areas during breeding and wintering periods and are exposed to different factors. One of those factors is the climatic component of the niche. We tested if migratory birds display similar climatic conditions in both breeding and wintering areas, using 355 migratory bird species from Eurasia to Africa flyways. Our results show that there is not climatic niche overlap between both ranges. This suggests that the climatic niche of most Euro–African migratory species is larger than expected. Given these results, we propose that both breeding and wintering climatic data need to be considered when analysing the niche of a species (e.g. performing species distribution models), in order to incorporate the total width of the climatic niche. During the Plio–Pleistocene, glacial cycles have shaped Northern Hemisphere birds' distributions that could result in changes in their migratory behaviour. In this context, it has been suggested that long–distance North American migratory species could have lost their migratory condition during cold periods regaining it later in warmer periods. We tested this hypothesis in Eurasian–African extant migratory bird species. We modelled the present and LGM distribution of 80 trans–Saharan bird migratory species, and we revised the available fossil record. Our results show a southwards reduction of the breeding distributions during the LGM compared to the present and similar wintering areas in the present and Pleistocene, with the Saharan belt gap always present through time. These results, combined with evidence from the Pleistocene fossils from Africa, do not support the hypothesis of a loss of migratory condition in these species. In conclusion, this thesis suggests that migratory behaviour would be a more conserved character than previously thought, at least during the Pleistocene, and that changes in the character probably happened before in the evolutionary history of birds, and only recent island colonisation have shifted the behaviour to sedentary status.

Key words: bird migration, Euro–African flyway, evolution, niche, Pleistocene

Palabras clave: migración de aves, ruta Euro–africana, evolución, nicho, Pleistoceno

[Patrones y procesos evolutivos del comportamiento migratorio en aves del Paleártico–Paleotrópico.]

<https://www.tdx.cat/handle/10803/665205>

Global patterns in wolf ecology: implications for management

Author: Víctor Sazatornil Luna (Victor.sazatornil@ctfc.es)

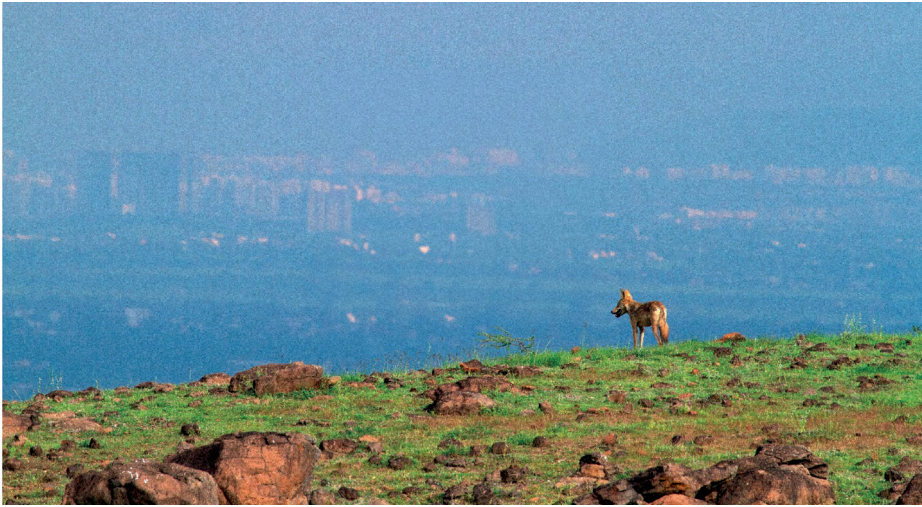
Supervisors: J. V. López Bao, A. Rodríguez Blanco

Academic year: 2018–2019

Universidad de Barcelona

Summary

Environmental authorities, conservation professionals, and several other social sectors frequently demand scientifically sound information to inform policy and decision-making processes. Beyond national or subnational conservation laws, biodiversity conservation increasingly relies on international agreements and commitments, through which sovereign nations commit to share part of their duties and responsibilities in conservation issues. In this pyramidal structure of multi-governance layers, the use of the best available evidence is of paramount importance to effectively adapt general statements contained in general laws or regulations into specific contexts. Using wolves (*Canis lupus*) as case study, this thesis explores the interface between ecology and policy-making in wildlife conservation and management at different spatial and governance scales. The thesis combines empirical evidence, focused on wolf breeding site attributes and livestock depredations by wolves, literature reviews and in-deep analyses of conservation and management instruments in order to critically assess how evidence is used to develop site-specific management actions, and the way forward to improve policy implementations and effectiveness. The thesis provides an illustrative example of how unveiling general ecological patterns and sources of variation from empirical datasets can provide valuable information to policy decision-makers. In particular, chapter 1 analyses global patterns in breeding site selection by wolves regarding their vulnerability to humans. Remarkable findings from this chapter are the relationship between the strength of the response (selection of refuge vegetation and avoidance of exposed areas) and the human population density as a surrogate of human pressure. In addition, continental differences are described, being the selection towards more secluded and remote areas stronger in Eurasia than in North America, which denotes differences in coexistence history. By identifying global patterns and context-dependent sources of variability on this issue, chapter 2 explores whether current mandates to protect wolf breeding sites at the European level are translated effectively into domestic management instruments. The need of a more accurate transposition from general commitments to taxon-specific management instruments at the local scale is underlined. Chapter 3 explores the widely assumed positive relationship between the number of wolves and the number of livestock attacks, and shows that the history of coexistence can explain remarkable differences between territories, undermining the general assumption



Indian wolf (*Canis lupus pallipes*) near the outskirts of Pune (Maharashtra, India). Behavioural adaptations in wolves and humans (some of them explored in this thesis) facilitate coexistence scenarios even in densely populated areas. Author: Mihir Godbole.

that the increase in wolf population size will translate into higher human–wolf conflict levels. Generally, traditional husbandry techniques oriented to minimize wolf predation on livestock seem to persist in areas where wolves have not been extirpated during the second half of the 20th century and could explain the disassociation of attacks on livestock from wolf abundance in these areas. Chapter 4 goes further with the impact of wolves on livestock conducting a critical test of the frequently used assumption of the existence of negative correlation between wild prey abundance and the number of livestock depredations. We test this assumption with field observations in a particular context from northwest Spain. This thesis calls the attention on the importance of local knowledge and contexts when implementing management and conservation interventions, in order to avoid a lack of effectiveness or undesired outcomes when local management actions are grounded on general assumptions. Nonetheless, it also demonstrates that when this site–specific knowledge is not available, compiling data from multiple contexts to extract general patterns can also be useful to assist decision–making.

Key words: human–wolf conflict, policy–making process, meta–analysis, breeding sites, livestock damage

Palabras clave: conflicto hombre–lobo, elaboración de políticas, meta–análisis, lugares de reproducción, daños a la ganadería

[*Patrones globales en la ecología del lobo (Canis lupus): Implicaciones en la gestión.*]
<https://tdx.cat/handle/10803/666642#page=211>

Behavioral and physiological responses to brood parasitism and nest predation in two passerine species

Author: Gianluca Roncalli (roncalligianluca@gmail.com)

Supervisors: M. Soler Cruz, J. D. Ibáñez Álamo

Academic year: 2016–2017

Universidad de Granada

Summary

Brood parasitism and nest predation are two of the most important selective pressures in birds. Avian brood parasitism is one of the best examples of a coevolutionary process where hosts evolve a series of adaptations to counteract the fitness costs imposed by brood parasites. Among these defensive adaptations, recognition and rejection of the parasitic egg are decisive. Nest predation, on the other hand, is a classic example of agonistic interaction, being the most important force shaping nestlings' life-history traits. The main aim of this thesis is to expand our knowledge on how these two selective pressures shape some behavioural and physiological responses in birds. In the first part of the thesis, we provide new information on the breeding biology of a poorly known bird, the western Bonelli's warbler *Phylloscopus bonelli*, which is also a potential host for the common cuckoo *Cuculus canorus* in Southern Europe. This novel and detailed information is essential to draw attention to the potential risks that it might face in the near future, considering the reduction of this species in the study area. The second part focuses on brood parasitism. Using the Bonelli's warbler, we first investigated whether different characteristics of the parasitic egg (size and material) used in egg-rejection experiments could affect the egg-rejection behaviour. This kind of methodological studies are critical to determine the validity of experiments in the field. We found that plasticine may misrepresent the responses to experimental parasitism because this material facilitates egg ejection, provoking a decrease in nest desertion rate. Further, small parasitic eggs could be easily ejected and warbler nests parasitized with large eggs were more often deserted, thus indicating that nest desertion occurs because of the constraints imposed by the size of parasitic eggs. Within the framework of this second part, and linking with the next one, we also studied the interaction between brood parasitism and nest predation. In this case, we used the common blackbird (*Turdus merula*), which suffers high nest predation levels. Despite several studies on parasite-host systems, only recently researchers have understood that the recognition and rejection of parasitic eggs are part of a complex process, where the decision of rejecting mainly depends



Female western Bonelli's warbler (*Phylloscopus bonelli*) with an experimental model egg thrown out of the nest (bottom edge of the picture). Author: Gianluca Roncalli.

on the costs associated to that action, the external stimuli perceived by the host or its internal status of motivation. Predation could be one of the environmental pressures that may promote evolutionary changes in the phenotypic traits of egg-rejection process, affecting the cost-benefit trade-off. Nevertheless, studies on these mechanisms are limited. We found that blackbird females exposed to risk of adult predation showed a significant lower ejection rate, whereas the risk of offspring (egg) predation did not modify females' anti-parasitic behaviours. Interestingly, this effect increased towards the end of the breeding season. These findings open a new research line in the study of brood parasitism and provide new knowledge in our understanding of egg-rejection process mechanisms. The third part of this thesis investigates physiological anti-predator strategies against nest predation, which have been frequently neglected. Predation risk is known to modify the hormonal responses of prey. However, very little is known about its effect on immunity, which is a crucial physiological component. In the first chapter of this part, we explored whether a short-term nest predation risk, typical of a predator encounter, can provoke changes in nestlings' immunity. Using blackbirds, we experimentally tested several levels of nest predation risk and measured a complete set of immunological variables. We found that nest predation risk induced an increase in ovotransferrin, immunoglobulins and the number of lymphocytes and eosinophils, suggesting a general activation of the immune response, which will prepare nestlings to cope with the possible inflammation or infection following a predator attack. Interestingly, only high and extreme levels of risk caused

the changes, indicating that nestlings would be able to modulate their immune responses according to the perceived level of threat. In the second chapter, we tested the effects of a long-term increase in nest predation risk, which is more related to the ecology of fear concept. Changes in the immune system can impose important costs in organisms, thus, we hypothesize that the responses to short- or long-term predation risk are different. In addition, nestlings have to invest many resources during their developmental period, a condition that may interfere with the immunological response. By increasing predation risk during the whole blackbird nestling period, we found a reduction of immunoglobulins but an increase of lymphocytes, which confirms the above-mentioned hypothesis. Indeed, health status and body condition conditioned their immunological defences. For instance, only those nestlings without endoparasites or in good body condition could increase their immune response. This thesis confirms that brood parasitism and nest predation, through the behavioural and physiological mechanisms that induce, strongly shape the evolution of the adaptations in birds. We demonstrated the interplay between these two decisive selective pressures offers a new perspective of the forces that may shape the evolution of the anti-parasite defences in host. Further, we discovered that immunological responses triggered by predation risk might have important consequences in developing organisms, as they can alter the trade-offs between immunity and the physiological processes of development.

Key words: brood parasitism, co-evolution, egg-rejection process, immune response, nest predation risk

Palabras clave: parasitismo de cría, coevolución, reconocimiento y expulsión de huevos, respuesta inmune, riesgo de depredación de nido

[Respuestas comportamentales y fisiológicas frente al parasitismo de cría y a la depredación de nido en dos passeriformes.]

<http://hdl.handle.net/10481/57690>

Ecosystem responses to the Argentine ant invasion: effects on vertebrates

Author: Paloma Álvarez–Blanco (palomaoviedo@hotmail.com)

Supervisors: X. Cerdá Sureda, E. Angulo Aguado

Academic year: 2018–2019

Universidad Pablo de Olavide

Summary

Biological invasions are one of the main drivers of biodiversity loss. Certain effects of invasive species are commonly overlooked and potentially compromise the structure and function of ecosystems in unpredictable ways. This thesis takes advantage of the vast knowledge of the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, to focus on subtle and indirect effects on the recipient ecosystems, specifically on native vertebrates (amphibians, birds) in Doñana National Park (southern Spain). This tiny intruder is notorious for displacing the native ant community in the ecosystems it has successfully invaded. Therefore, this thesis assesses whether the effects of potential prey depletion scale to higher trophic levels. Although the Argentine ant lacks recognized weapons, it is well known for its aggressiveness when outcompeting native ants. I evaluated whether native vertebrates at their most vulnerable stages are susceptible to being attacked or disturbed by the invasive ant and if they suffer from lethal or sublethal effects that hamper their development. These issues were addressed through field sampling and monitoring, field and laboratory experiments, and analyses of chemical, isotopic, histological, physiological, and behavioral parameters. My results reveal the Argentine ant invasion has negative impacts on native vertebrates in Doñana at different levels. For example, the native amphibians studied here have altered their diet, by shifting to non–ant preys in infested areas. Additionally, vertebrates in their early stages of development showed poor body condition under experimental (juvenile amphibians) and field (chicks) conditions when they were fed a diet supplemented with Argentine ants or raised in invaded areas. Furthermore, both myrmecophagous species, such as the natterjack toad, *Epidalea calamita*, and non–ant predators, such as the great tit, *Parus major*, modified their habitat use in invaded compared to uninvaded areas, although for different reasons (foraging and breeding, respectively). Finally, I demonstrate, for the first time in the literature, that the invasive Argentine ant has a powerful venom –iridomyrmecin– that is able to paralyze and kill native vertebrates, specifically juvenile amphibians. This unexpected finding deserves special attention, as it may play a key role in the previously demonstrated negative effects/invasiveness of this species. Overall, this thesis reveals overlooked indirect and subtle effects of an invasive species at different ecosystem



This thesis demonstrates, for first time in the literature, the ability of the invasive Argentine ant to kill juvenile amphibians. Newly metamorphosed Mediterranean tree frog, *Hyla meridionalis*, found death and covered by Argentine ants in Doñana National Park near to an Argentine ant trail. Author: Xim Cerdá.

levels, but also yields novel information about the mechanisms underlying these effects.

Key words: chemical weapons, invasion ecology hypotheses, *Linepithema humile*, predator–prey relationships, subtle effects

Palabras clave: armas químicas, hipótesis de la ecología de las invasiones, *Linepithema humile*, relaciones depredador–presa, efectos sutiles

[*Respuestas del ecosistema ante la invasión de la hormiga argentina: Efectos en vertebrados.*]

<https://rio.upo.es/xmlui/handle/10433/7027>

Biological interactions between fish and jellyfish in the northwestern Mediterranean

Author: Uxue Tilves Matheu (tilves@icm.csic.es)

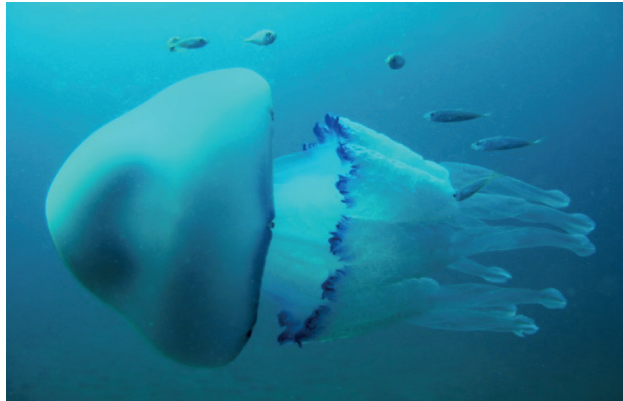
Supervisors: A. Sabatés Freijo, V. Fuentes

Academic year: 2018–2019

Universidad Politécnica de Cataluña

Summary

Jellyfish are important components of the marine ecosystems, being a key trophic link between smaller zooplankton and fish. Jellyfish blooms occur sporadically and unpredictably in coastal areas and often have important socio-economic consequences for fisheries and tourism. The objective of this thesis is to investigate the main interactions, both positive and negative, between fish and jellyfish in the Catalan coast (NW Mediterranean). The jellyfish considered were *Pelagia noctiluca*, *Rhizostoma pulmo* and *Cotylorhiza tuberculata* that are the most abundant species in the area. The final aim is to provide the scientific basis that contribute to assess the consequences of jellyfish blooms in coastal areas. The natural diet of *P. noctiluca* was studied analyzing their gut contents and by means of biomarker analyses (stable isotopes and fatty acids). These results were complemented with laboratory experiments to calculate their digestion times, and with the records of fish larvae and jellyfish abundances in the field to estimate the potential feeding impact of *P. noctiluca* on fish eggs and larvae. The results evidenced that *P. noctiluca* can form extremely large blooms, especially at night in surface waters, and co-occur with fish eggs and larvae of several fish species at the beginning of summer along the Catalan coast. The natural diet of *P. noctiluca* showed that this species is an opportunistic predator that feeds on a wide variety of prey from most zooplankton groups, including ichthyoplankton, being fish eggs and larvae very abundant in the medusae and ephyrae (juvenile stages) diet. Digestion times of fish larvae by *P. noctiluca* medusae and ephyrae averaged 2.5 to 3.0 h and were related to medusa diameter and fish larval length; fish eggs were more difficult to digest and showed a high ejection rate. *In situ* predation rates (based on gut content analyses and digestion time calculations) combined with the population densities of predators and prey in the field allowed to estimate the impact of *P. noctiluca* on the ichthyoplankton community along the Catalan coast. Medusae consumed between 0.1 and 1.5% of fish larvae standing stock h^{-1} and between 0.1 and 0.9% of anchovy larvae standing stock h^{-1} , while ephyrae consumed 1.5–2.7% h^{-1} of all fish larvae and 1.5–10.4% h^{-1} of anchovy larvae. The estimated fish egg consumption rate was 0.02–3.2% h^{-1} for medusae and 0.4–7.1% h^{-1} for ephyrae. Biomarker analyses (stable isotopes and fatty acids) indicated that both, medusae and ephyrae, not only ingested ichthyoplankton but also digested these items. Fish larvae contributed to the assimilated diet of the medusae up to ~20% and to the ephyrae diet up to ~10%, while fish eggs contributed ~10% and ~5%, respectively. *Pelagia noctiluca* is not only a predator but also a potential competitor of fish larvae, in particular anchovy, *Engraulis encrasicolus*, and round sardinella, *Sardinella aurita*. Based on stable isotope analysis, this jellyfish feeds on prey with similar isotopic values to those of fish larvae, however is not a potential competitor of adult fish for food, since they have different feeding requirements. In



Rhizostoma pulmo (up) and *Cotylorhiza tuberculata* (below) with associated fish in the NW Mediterranean. Author: Alejandro Olariaga.

contrast to the negative effects of *P. noctiluca* on fish, the study revealed that other species of Mediterranean jellyfish, specifically *R. pulmo* and *C. tuberculata*, have a beneficial role by hosting juvenile fishes of three carangid species: *Trachurus mediterraneus*, *Trachurus trachurus* and *Caranx rhonchus*. Field observations and sampling of these jellyfishes and their hosted fishes were carried out during the summer period to describe fish behavior and the ecological function of these associations. Moreover, laboratory experiments were performed to determine the survival capability of the associated fish to the jellyfish venom. Finally, possible trophic interactions between fish and jellyfish were explored by mean of trophic biomarkers (stable isotope and fatty acid analysis). The results revealed that *T. mediterraneus* is the fish species most frequently associated with *R. pulmo* and *C. tuberculata* and provided the first evidence of the association between the thermophilic fish species *C. rhonchus* and both jellyfish species. The ecological function of the association between fish and jellyfish was observed to vary through fish ontogeny, starts when the fish is still a

larva and lasts until the pre-recruitment stage. Among these functions, we have identified: (i) protection, juvenile fishes find protection sheltering under the umbrella, around the oral arms, and inside the jellyfish when they feel in danger; (ii) meeting point, a single jellyfish contained fish of different sizes that suggests that fish use the jellyfish as a meeting point; (iii) provisioning food, juvenile fishes would benefit from the zooplanktonic prey collected by jellyfish oral arms and, as the fish grows, jellyfish would become part of their diet (trophic biomarkers show that the jellyfish contributes in a high proportion to the diet of the associated *T. mediterraneus*). Thus, juveniles of different fish species may benefit from their association to scyphozoan jellyfish. This association would favour the survival of the first life stages of fish, increasing their subsequent recruitment. The results obtained in the present thesis, together with the fact that the economies of many Mediterranean European countries depend on fisheries (among other activities) highlight the importance of effective management of jellyfish blooms. Our results provide important and useful information that can be considered in near-future ecosystem-based fishery management in the NW Mediterranean.

Key words: *Cotylorhiza tuberculata*, *Engraulis encrasicolus*, *Pelagia noctiluca*, *Rhizostoma pulmo*, *Trachurus mediterraneus*

Palabras clave: *Cotylorhiza tuberculata*, *Engraulis encrasicolus*, *Pelagia noctiluca*, *Rhizostoma pulmo*, *Trachurus mediterraneus*

[Interacciones biológicas entre medusas y peces y sus implicaciones ecológicas en el Mediterráneo Noroccidental.]

<http://hdl.handle.net/10261/182057>

Importance of invasive species and ectoparasites in Corixidae communities in south–west Spain

Author: Vanessa Céspedes Castejón

(vanessa.cespedes@ebd.csic.es; ecovanekimi@gmail.com)

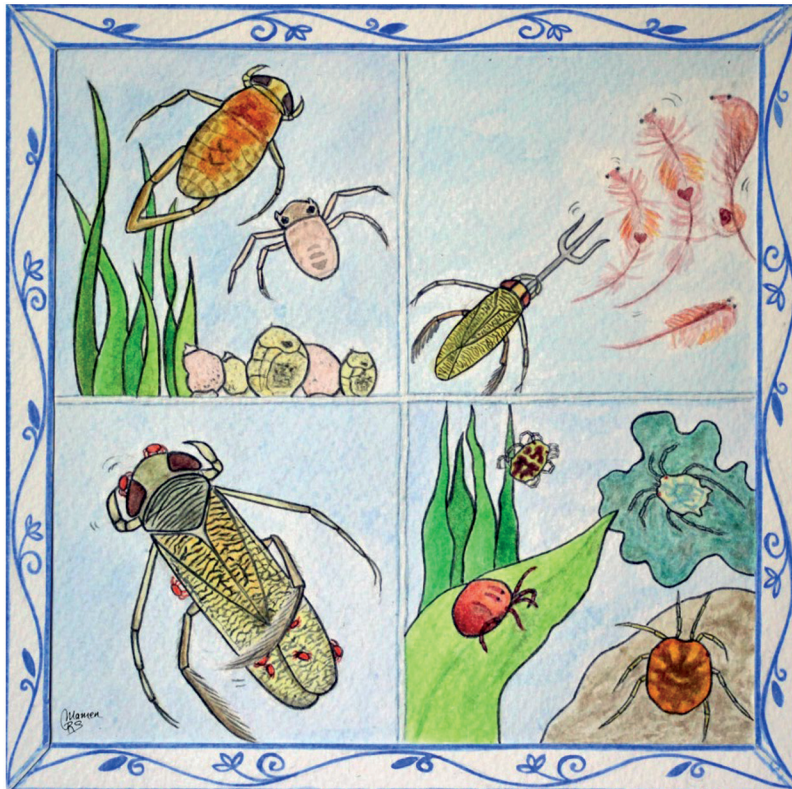
Supervisors: A. J. Green, M. I. Sánchez Ordóñez

Academic year: 2018–2019

Universidad de Sevilla

Summary

This thesis tackles the interactions between native and alien species in aquatic ecosystems and the role of biological, behavioural and ecological factors involved in an invasion. The main focus is on aquatic insects of the family Corixidae in south–west Spain, including the alien species *Trichocorixa verticalis*. This species, native to North America, is the only strictly aquatic insect categorised as an invader in Europe. *Trichocorixa verticalis* was detected for the first time in the Iberian Peninsula in 1997, and since then it has been spreading through the south and west of the Peninsula as well as northern Morocco. It is abundant in permanent saline waters, but is also recorded in less saline waterbodies as well as in protected shallow lakes elsewhere in Andalusia. *Trichocorixa verticalis* is a poorly known species in the introduced range. In its native distribution, it has been observed to exert a “top–down” effect whereby it controls crustacean populations (*Artemia franciscana*) in hypersaline environments. In this context, predator–prey (*Artemia parthenogenetica* – *T. verticalis*) interactions were analysed to determine the possible impacts of the invasive species on native prey. In laboratory experiments, we determined the effect of *Artemia* developmental stage, body size, density and its parasitic status on prey selection by *T. verticalis*. We focused in hypersaline ecosystems where this invasive species is present all year round. Previous studies in the native area show that *T. verticalis* can predate on *Artemia* in hypersaline ecosystems and cause important cascading effects. We also studied the interactions between parasites and this invader. Parasites are fundamental in the functioning of aquatic ecosystems and potentially have a key role in the success or failure of invasions. Cestodes are very prevalent in native *Artemia* populations, with up to 12 species in the study area that use *Artemia* as intermediate hosts in their complex life cycles, and different aquatic bird species as final hosts. Cestode parasites cause a bright red coloration and reduce fecundity in native *Artemia*. They also influence their behaviour, diet and even their tolerance to contaminants. The results obtained demonstrate the important role in hypersaline ecosystems of the invader as a predator. *Trichocorixa verticalis* had little difficulty grasping adult *Artemia*, which they were able to roll into a ball before commencing feeding since it has



Different sceneries of corixid species and water mites. Portrayed biological cycle, predator–prey interactions, parasitism and water mite biodiversity. Author: Mamen Ramírez Soto.

piercing and sucking mouthparts that allow feeding on soft-bodied invertebrate prey. We found that *T. verticalis* females, which are bigger than males, prey on more *Artemia* when prey abundance was high. Predation rates were also greater for smaller *Artemia* life stages, and also for infected prey. Therefore, the size of *Artemia* populations may be decreased by *T. verticalis* predation, with effects cascading through the food-web. Furthermore, *Artemia* is a crucial filter-feeder in hypersaline ecosystems, and a decrease in their abundance will increase phytoplankton density and turbidity. In conclusion, *T. verticalis* showed a voracious behaviour and may alter trophic relations in hypersaline ecosystems through the control of *Artemia* populations. The presence of *T. verticalis* may explain the absence of the crustacean in the Odiel salt ponds at salinities below 100 g/l, where the invader is abundant. This thesis also studied the life cycle of *T. verticalis* in permanent wetlands where the species can be observed all year round. The biological cycle of the alien species provides advantages that may explain its invasion success in permanent, saline wetlands, occupying new habitats and outcompeting

native corixids. We showed that the alien species is able to reproduce in winter, unlike native Corixidae species, and reproduce in salinities up to 70 g/l. We observed changes in body size and behaviour in response to temperature, with a decreased body size and higher fecundity in summer months. Using microcosms and experimental approaches, we estimated a duration of 54 days for the life cycle, which is less than reported for native species. Finally, we considered the role of parasites in the success of *T. verticalis*. Water mite species recorded are obligate parasites of water boatmen (Heteroptera: Corixidae). Biological, behavioural and ecological factors affecting spatial distribution of the hosts would differentially expose them to water mite infection. For example, some corixid species are able to limit infestations by eating larval mites or by defensive behaviours. We analysed the immune response of native and invasive corixid species to mite parasitism and considered the implications for the invasion process. This study supports the hypothesis that the much lower relative abundance of *T. verticalis* in temporary wetlands of lower salinity may be caused by their susceptibility to harmful parasitic mites, which are absent in the saline wetlands. To test this, we compared the phenoloxidase activity (an important enzyme in immune responses of insects) between the alien species and several native species, using both field infected insects and controlled infections in the laboratory. *Trichocorixa verticalis* showed the lowest baseline phenoloxidase values suggesting low investment in immunity as an adaptation to high salinity. Behavioural factors could also partly explain our results. Furthermore, our results provide one of few examples where parasites immunosuppress an invasive host to a greater extent than native hosts, which represents a competitive disadvantage to the invader.

Key words: aquatic ecology, invasive species, parasite–host evolution, parasites
Palabras clave: ecología acuática, especies invasoras, evolución parásito hospedador, parásitos

[*Importancia de especies invasoras y de los ectoparásitos en la comunidad de Corixidae en el suroeste de España.*]

<http://hdl.handle.net/10261/181990>

Ecology of rodent outbreaks and zoonotic diseases: common voles in the farmland of north–west Spain

Author: Ruth Rodríguez–Pastor

(ruth.r.pastor@gmail.com; ruthro@post.bgu.ac.il)

Supervisors: J. J. Luque–Larena, F. Mougeot

Academic year: 2017–2018

Universidad de Valladolid

Summary

This thesis studied wild populations of common vole (*Microtus arvalis*) from north–west Spain (Castilla–y–León region) that have recently invaded (1980–90s) irrigated agricultural areas where large boom–bust periodic outbreaks are now endemic. To better understand the impacts of such temporal alternating density scenarios, that is, lots of voles present everywhere during outbreaks to virtually none between outbreaks, I studied: (i) the “contraction–expansion” dynamics of habitat use by voles in recently–colonised farmlands analysing space use patterns, (ii) the role of these unstable vole populations in the processes of amplification of zoonotic diseases of risk to humans in the environment, and (iii) the dynamics and nature of ecological interactions between key irruptive hosts like voles and their parasitic arthropod–vectors, and their relative role in the transmission cycles of zoonotic micro–parasites (pathogens). Specifically, in chapter 1, I explored how common voles are distributed in intensively–farmed ecosystems, which crops (cereals and alfalfa) or semi–natural habitats (fallow and field margins) act as reservoirs during low density phases, and which are more prone to be colonized by voles at high density phases. I found that common vole habitat use was dynamic, with a greater overall abundance of voles in field margins and alfalfa and an invasion process of cereal crops from the field margins during population increases. The spread of voles through the farming landscape is thus density dependent and originates in a matrix of linear semi–natural habitats interconnecting crops. These results contribute to consider that integrated control schemes of crop–damaging common vole outbreaks should be developed in the field margins of cereals during spring and autumn and inside alfalfa crops during population increases. In chapter 2, I focused on host–pathogen interaction in order to: (i) study the main zoonotic pathogens of bacterial origin carried by common voles, and the density–dependent relationship between pathogen prevalence (specifically of *Francisella tularensis* and *Bartonella* spp.) and host abundance, (ii) the role of voles as reservoirs and potential spill–over agents in the epidemiological cycle of *F. tularensis* and, (iii) the associations between vole outbreaks and tularemia cases in humans. The results show that tularemia cases in humans coincided in space and time with vole



Common vole (*Microtus arvalis*) in an alfalfa crop. Author: Ruth Rodríguez–Pastor.

outbreaks, and that *F. tularensis* prevalence in voles increased with vole density (up to 33% of them are infected with tularemia at peak densities), highlighting that voles have a role in the amplification of the bacterium in the environment. On the other hand, at low vole densities, no voles were infected with *F. tularensis*, suggesting that the bacterium may remain associated with other reservoirs, such as, water, sediment, arthropods, or other small or medium–size mammals. These findings contributed to propose a conceptual model based in which fluctuating mammalian host populations have a key role in the epidemiology of tularemia across Europe. Apart from *F. tularensis*, other zoonotic pathogens were found at a high prevalence in the studied common vole populations. This is the case of four species of *Bartonella* (*B. taylorii*, *B. rochalimae*, *B. grahamii* and *B. doshiae*) which shown different seasonal dynamics and associations with vole density and flea infestation on voles. In chapter 3, I studied parasite–pathogen interaction to know whether a rodent host (common vole) and its main arthropod–vector (fleas) share the same zoonotic pathogens. The main ectoparasites of common voles in intensive farmland were fleas, which also carried *F. tularensis* and *Bartonella* spp. (mean prevalence of 6.1% and 51%, respectively), suggesting that ectoparasites may be potential vectors of both pathogens in this region and should be taken into account for understanding the transmission cycle of these zoonotic bacteria. Finally, in chapter 4, I explored the density–dependent relationship between flea

burdens and common voles, and how fleas can affect key aspects of the dynamics and numbers of this irruptive rodent host (i.e., body condition, reproduction, population growth rate – PGR). At population level, flea burden on voles varied with vole density in a delayed density-dependent manner (an increase in flea burdens occurred 8-months after common vole increases in abundance) and greater flea burdens were associated with a reduced vole PGR in summer and winter. At individual level, a greater flea burden was associated with a relatively poorer body condition of voles and with a reduced fertility among females (lower litter sizes). Altogether, the results supported the hypothesis that fleas can contribute to shape the dynamics of unstable common vole populations maintaining low density phases of vole populations. This thesis integrates ecological and epidemiological approaches reinforcing that ecological interactions contribute to a better understanding of the dynamics of rodent fluctuations in order to prevent their impacts, such as crop damages and zoonotic outbreaks, as well as the need to consider the dynamic interactions between host, vectors and pathogens to improve predictions of disease emergence, disease control programs and bio-control initiatives.

Key words: *Bartonella* spp., *Francisella tularensis*, host–parasite interactions, *Microtus arvalis*, population dynamics.

Palabras clave: *Bartonella* spp., *Francisella tularensis*, interacciones parásito–hospedador, *Microtus arvalis*, dinámica poblacional.

[*Ecología de las explosiones demográficas de roedores y de las enfermedades zoonóticas: el topillo campesino en el paisaje agrícola del noroeste de España.*]
<http://uvadoc.uva.es/handle/10324/32024>

Etologuía

Boletín de la Sociedad Española
de Etología y Ecología Evolutiva

Volumen nº 26 2020 ISSN: 1135-6588

- 3 ÍNDICE
- 7 ETOIMAGEN
- 9 BUSCANDO RESPUESTAS, HISTORIAS DE LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN ACTUALES
Estrategias vitales en animales: efectos sociales, senescencia y desarrollo
Alberto Velando
- 23 METODOLOGÍAS
El metaanálisis: una herramienta estadística conciliadora
Amparo Herrera-Dueñas y Javier Pineda-Pampliega
- 47 VOLVIENDO A LOS CLÁSICOS
Selección sexual después del apareamiento (y de la fecundación): recordando la hipótesis de la inversión diferencial
José Javier Cuervo
- 61 TESIS EN ETOLOGÍA Y ECOLOGÍA EVOLUTIVA



Con el patrocinio de:



GOBIERNO
DE ESPAÑA

VICEPRESIDENCIA
CUARTA DEL GOBIERNO
MINISTERIO
PARA LA TRANSICIÓN ECOLÓGICA
Y EL RETO DEMOGRÁFICO

